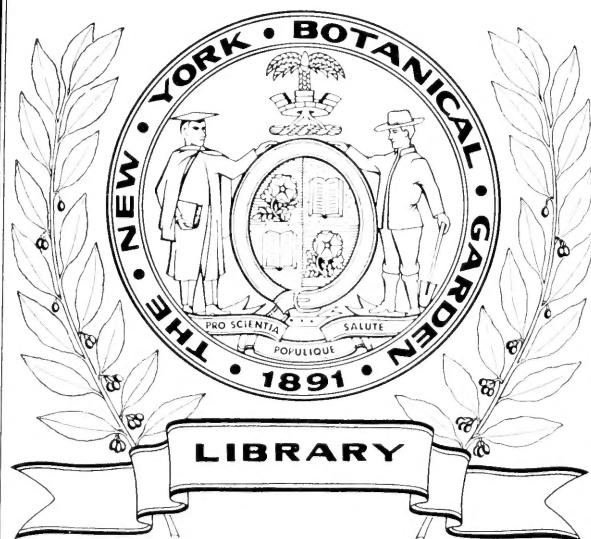
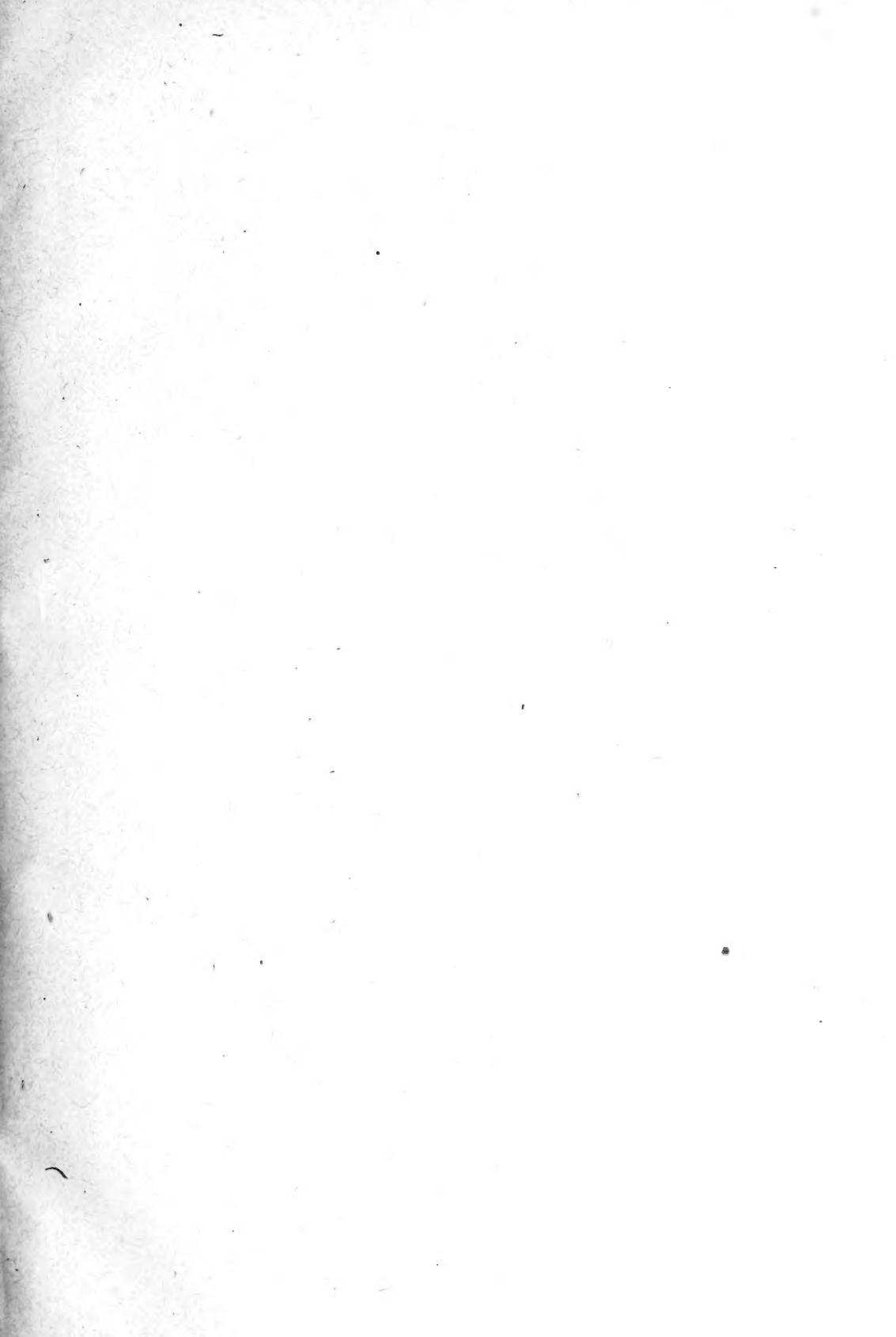


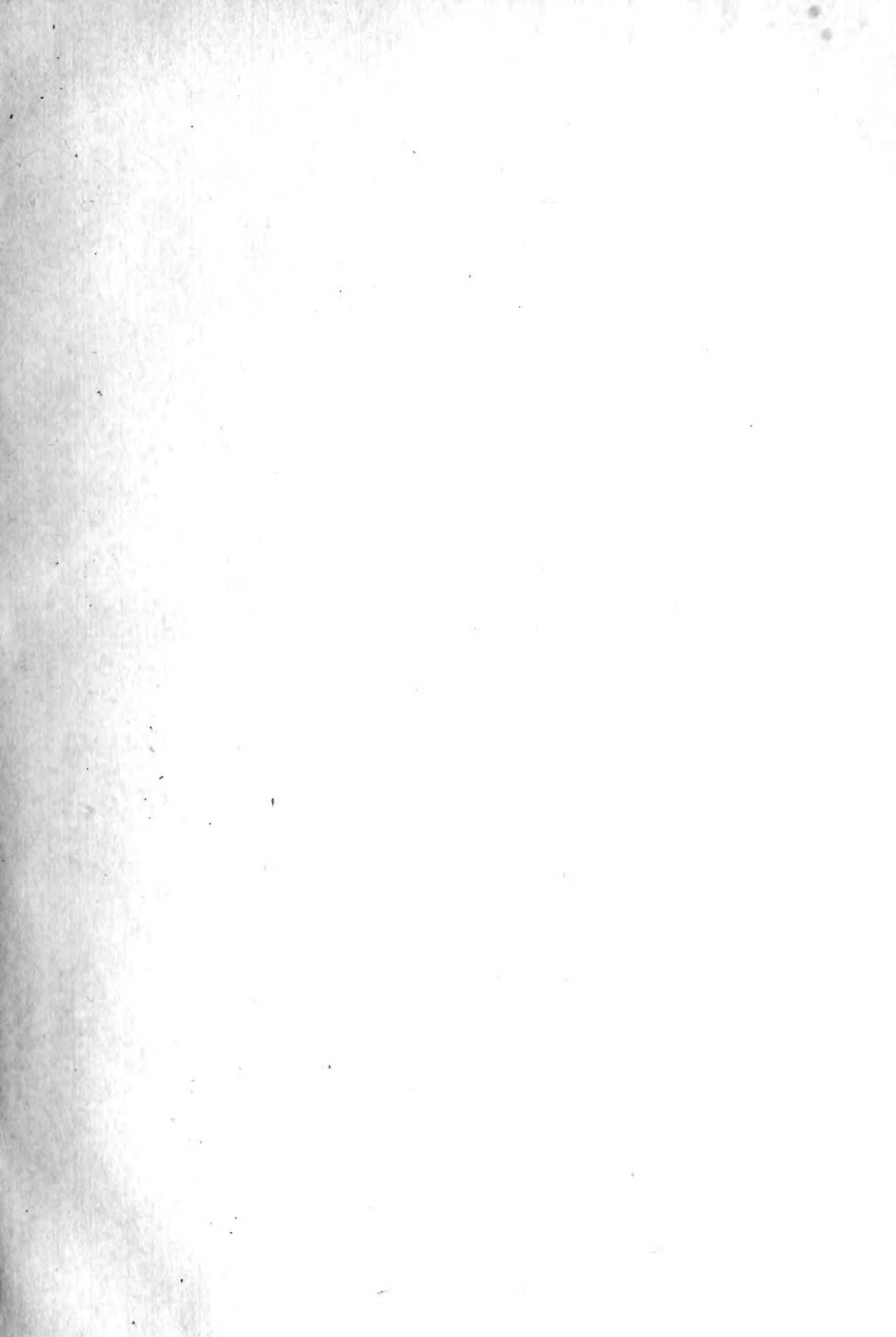
XM  
•03

vol. 20  
1918/19











580.5  
234

ZEITSCHRIFT  
FÜR  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
UND  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (POTSDAM), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (POTSDAM)

XX. Band

1919

---

LEIPZIG  
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRÄGER  
1919

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin

# Inhalt

## I. Abhandlungen

	Seite
<b>Antonius, Otto,</b> Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Hipparrison und Equus . . . . .	273—295
<b>Bally, Walter,</b> Die Godronschen Bastarde zwischen Aegilops- und Triticumarten. Vererbung und Zytologie. (Mit 4 Tafeln) . . . . .	177—240
<b>Hartmann, Max,</b> Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene) . . . . .	1—26
<b>Schultz, Walther,</b> Versteckte Erbfaktoren der Albinos für Färbung beim Russenkaninchen im Soma dargestellt und rein somatisch zur Wirkung gebracht . . . . .	27—40
<b>v. Ubisch, G.,</b> II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste . . . . .	65—117
<b>Wilckens, Otto,</b> Stammgarben . . . . .	241—261

## II. Kleinere Mitteilungen

<b>Nachtsheim, H.,</b> Berichtigung . . . . .	295
Preisaufgabe der Kgl. Preußischen Akademie der Wissenschaften . . . . .	40
<b>Wriedt, Chr.,</b> Über die Vererbung von Ohrenlänge beim Schafe. (Vorläufige Mitteilung) . . . . .	262—263

## III. Sammelreferat

<b>Nachtsheim, Hans,</b> Die Analyse der Erbfaktoren bei Drosophila und deren zytologische Grundlage . . . . .	118—156
--	---------

## IV. Referate

<b>Adler, Leo,</b> Metamorphosestudien an Batrachierlarven. I. Exstirpation endokriner Drüsen (Haecker) . . . . .	264
— Metamorphosestudien an Batrachierlarven. II. Der Einfluß überreifer Eier (Haecker) . . . . .	264
— Untersuchungen über die Entstehung der Amphibienneotenie (Haecker)	264
<b>Bateson, W.,</b> Note on experiments with Flax at the John Innes Horticultural Institution (Tammes) . . . . .	50

	Seite
<b>Child, C. M.</b> , Studies on the dynamics of morphogenesis in experimental reproduction and inheritance. 9. The control of headform and head-frequency in Planaria by means of potassium cyanide (Tammes) . . . . .	58
<b>Correns, C.</b> , 1916, Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten (Schiemann) . . . . .	304
— 1917, Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses (Schiemann) . . . . .	272
<b>Dahlgren, K. V. O.</b> , Ein Kreuzungsversuch mit Capsella Heegeri Solms (Rasmussen) . . . . .	303
— Über einige Kreuzungsversuche mit Chelidonium majus L., Polemonium coeruleum L. und Lactuca muralis L. (Rasmussen) . . . . .	302
<b>Diels, L.</b> , 1916, Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen (Schiemann) . . . . .	300
<b>Frets, G. A.</b> , Mendelistische splitsingsverschynselen by de erfelykheid van den hoofdvorm (Tammes) . . . . .	159
<b>Frost, Howard, B.</b> , The inheritance of doubleness in Matthiola and Petunia I. The hypotheses (v. Graevenitz) . . . . .	56
<b>Gates, R. R.</b> , On pairs of species (Tammes) . . . . .	57
<b>Gildemeister, E.</b> , 1916, Über Variationserscheinungen bei Typhusbazillus, die bereits bei seiner Isolierung aus dem infizierten Organismus auftreten (Schiemann) . . . . .	307
— 1917, Über Variabilitätserscheinungen bei Bact. coli. (Schiemann) . . . . .	307
<b>Hagedoorn, A. L. en A. C.</b> , Rattensoorten (Sirks) . . . . .	160
<b>Hedrick, U. P. and Anthony, R. D.</b> , Inheritance of certain characters of grapes. (Rasmussen) . . . . .	301
<b>Kajanus</b> , Zur Genetik der Samen von Phaseolus vulgaris (v. Graevenitz) . . . . .	60
<b>Klebahm, H.</b> , Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen Önotheren aus der Lüneburger Heide (Heribert Nilsson) . . . . .	46
<b>Klinger, R. und Schoch, H.</b> , 1916, Zur Frage der Umwandlungsfähigkeit der Diphtheriebazillen (Schiemann) . . . . .	307
<b>Kroon, H. M.</b> , De kruisingen in de huistierelt in Nederland, getoetst aan de tegenwoordige begrippen over erfelykheid. (Die Bedeutung der Bastardierung in der Niederländischen Haustierzüchtung, an dem gegenwärtigen Vererbungsstandpunkte geprüft) (Sirks) . . . . .	63
<b>Lehmann, E.</b> , Art, reine Linie, isogene Einheit (v. Ubisch) . . . . .	41
— Art, reine Linie, isogene Einheit. II. (v. Ubisch) . . . . .	41
— 1916, Bakterienmutationen. Allogenie. Klonumbildungen (Schiemann) . . . . .	60
<b>Lottsy, P. J.</b> , Prof. E. Lehmann über Art, reine Linie, isogene Einheit (v. Ubisch) . . . . .	41
— Evolution by means of hybridization (Ostenfeld) . . . . .	42
— La quintessence de la théorie du croisement (Ostenfeld) . . . . .	46
— Over Oenothera Lamarckiana als type van een nieuwe groep van organismen, die der Kernchimeren, benevens beschouwingen over de waarde der genenhypothese in de erfelykheids- en evolutieleer. (Über Oenothera Lamarckiana als Typus einer neuen Gruppe von Organismen, derjenigen der Kernchimären, nebst Betrachtungen über den Wert der Genenhypothese in der Vererbungs- und Evolutionslehre) (Sirks)	48

	Seite
<b>Lotsy, P. J.,</b> L'Oenothère de Lamarck ( <i>Oenothera Lamarckiana</i> de Vries) considérée comme chimère nucléaire (Sirks) . . . . .	49
— La quintessence de la théorie du croisement (Sirks) . . . . .	49
— Het verband tuschen onze opvatting omtrent het ontstaan der soorten en wetenschappelyke teelt. (Die Beziehungen zwischen unserer Auffassung der Artentstehung und wissenschaftlicher Züchtung) (Sirks) . . . . .	53
<b>Mac Bride,</b> Studies in heredity (Hertwig) . . . . .	269
<b>Mayer-Gmelin, H.,</b> De kruising van roode ongebarde spelt met fluweelkaf Essex-tarwe, een voorbeeld van Factoren-analyse. (Die Bastardierung von rotem unbegranntem Spelz mit Essexsammetweizen, ein Beispiel einer Faktorenanalyse) (Sirks) . . . . .	51
<b>Nichols, J. T.,</b> On primarily unadaptive variants (Sirks) . . . . .	64
<b>Nilsson-Ehle, H.,</b> Hveteförädlingen för Svealand (Heribert-Nilsson) . . . . .	50
<b>Pascher, A.,</b> 1914, Über Flagellaten und Algen (Schiemann) . . . . .	296
— 1915, Animalische Ernährung bei Grünalgen (Schiemann) . . . . .	296
— 1916. Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten (Schiemann) . . . . .	296
— 1916, Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen (Schiemann) . . . . .	296
<b>Pribram, Dr. Hugo,</b> Über die Vererbung der diabetischen Konstitution (Siemens) . . . . .	158
<b>Reese, A. N.,</b> Variations in the vermillion-spotted Newt, <i>Diemyctylus virescens</i> (Sirks) . . . . .	63
<b>Revis, C.,</b> 1913, Variation in <i>Bacterium coli</i> (Schiemann) . . . . .	61
<b>Rüdin, Prof. Dr. Ernst,</b> Studien über Vererbung und Entstehung geistiger Störungen. I. Zur Vererbung und Neuentstehung der Dementia praecox (Siemens) . . . . .	157
<b>Saunders, Edith H.,</b> A suggested explanation of the abnormally high records of doubles quoted by growers of Stocks ( <i>Matthiola</i> ) (Tammes)	54
— On the relation of half-hoariness in <i>Matthiola</i> to glabrousness and full-hoariness (Tammes) . . . . .	54
— On selective partial sterility as an explanation of the behavior of the double-throwing stock and the <i>Petunia</i> (Tammes) . . . . .	55
<b>Scott, G. G.,</b> The evolutionary significance of the osmotic pressure of the blood (Sirks) . . . . .	270
<b>Shearer, C., de Morgan, W. and Fuchs, H. M.,</b> On the experimental hybridization of Echinoids (Hertwig) . . . . .	267
— and <b>Lloyd, Dorothy J.,</b> On methods of producing artificial Parthenogenesis in <i>Echinus esculentus</i> and the rearing of parthenogenetic plutei through metamorphosis (Hertwig) . . . . .	270
<b>Simon, J.,</b> 1914, Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosen-Wurzelbakterien (Schiemann) . . . . .	62
<b>Sirks, M. J.,</b> Stérilité, auto-inconceptibilité et différentiation sexuelle physiologique. (Sterilität, Selbstunempfänglichkeit und physiologische Geschlechtsdifferentiation) (Sirks) . . . . .	58
<b>Stroeover, Alb. W.,</b> Das Auftreten und die Vererbung von Mehrlingsgeburten beim Vollblutpferde (Walther) . . . . .	308
— Die Vererbung der Haarfarbe beim Vollblutpferde (Walther) . . . . .	308

	Seite
<b>Surface, Frank M.</b> , On the inheritance of certain glume characters in the cross <i>Avena fatua</i> × <i>A. sativa</i> var. <i>Kherson</i> (Tammes) . . . . .	51
— 1916, On the inheritance of certain glume characters in the cross <i>Avena fatua</i> × <i>A. sativa</i> var. <i>Kherson</i> (Schiemann) . . . . .	299
<b>Tischler, G.</b> , Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche (Rosenberg) . . . . .	305
<b>Tjebbes, K.</b> , De veredeling van de suikerriet. (Zuckerrübenzüchtung) (Sirk) — Sur les rapports génétiques entre <i>Thaumalea picta</i> et <i>Thaumalea obscura</i> Schlegel. D'après les études expérimentales de M. le Dr. J. H. Kruimel. (Über die genetischen Beziehungen zwischen <i>Thaumalea picta</i> und <i>Thaumalea obscura</i> Schlegel. Nach den experimentellen Versuchen des Herrn Dr. J. H. Kruimel.) (Sirk) . . . . .	175
<b>Trübenbach, P.</b> , Plymouths in Wort und Bild (Haecker) . . . . .	160
— Weiße Wyandottes, ihre Zucht und Pflege (Haecker) . . . . .	160
<b>v. Tschermak, A.</b> , Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre. (Theorie der Anlagenschwächung oder Genasthenie.) (Walther) . . . . .	173
<b>Valleau, W. D.</b> , Inheritance of sex in the grape (Rasmuson) . . . . .	301
<b>Vries, H. de</b> , Die endemischen Pflanzen auf Ceylon und die mutierenden Oenotheren (Stein) . . . . .	176
— <i>Oenothera Lamarckiana</i> mut. <i>velutina</i> (Stomps) . . . . .	298
<b>Wegelin, Prof. Carl</b> , Über eine erbliche Mißbildung des kleinen Fingers (Siemens) . . . . .	159
<b>Zade, A.</b> , Der Hafer (Baur) . . . . .	52

## V. Neue Literatur . . . . . (1)—(31)

### VI. Liste der Autoren, von welchen Schriften unter der Rubrik „Neue Literatur“ angeführt sind

Adametz, L. 17.	Babcock, E. B. 8.
Adams, J. 28.	Bach, S. 8. 28.
Adloff, P. 1.	Backhouse, W. O. 8.
Ahlborn, K. 30.	Baco, F. 8.
Aichel, O. 24. 26.	Baltzer, F. 1.
Åkerman, Å. und Johansson, Hj. 28.	Bandermann, F. 17.
Almquist, E. 1.	Barfurth, B. 1. 17.
Altenburg, E. 8.	Barrott, K. 8.
Ammon, W. 8.	Batchelor, L. D. 28.
Anonymous 1. 28.	Bateson, W. 1. 8.
Anthony, R. D. and Hendrick, U. P. 28.	Bateson, W. and Haig Thomas, R. 17.
Arldt, Th. 1.	Bateson, W. und Thomas, R. 24.
Armbruster, L., Nachtsheim, H. und Römer, Th. 17.	Battandier, S. A. 2.
Atkinson, G. F. 8.	Baur, E. 2.
	Beck 21.

<b>Beijeriuck, M. W.</b> 2. 22.	<b>Dickel, O.</b> 17.
<b>Blakeslee, A. F.</b> 8.	<b>Dietz, P. A.</b> 24.
<b>Blanchon, H. L. A.</b> 2.	<b>Doncaster, L.</b> 2. 17.
<b>Boas, J. E. V.</b> 24.	<b>Doodson, A. F.</b> 2.
<b>Bogsch, S.</b> 8.	<b>Dresel, K.</b> 21.
<b>Bolotoff, W.</b> 8.	<b>Drude, O.</b> 9.
<b>Bornmüller, J.</b> 9.	<b>Dunn, L.</b> 27.
<b>Bower, F. O.</b> 22.	<b>Dürst, J. U.</b> 17.
<b>Braun, H.</b> 2.	
<b>Bretschneider, Fr.</b> 2.	<b>East, E. M.</b> 2. 9.
<b>Bridges, C. B.</b> 27.	<b>Ebstein, E. und Günther, H.</b> 21.
<b>Broeck, A. J. P.</b> v. d. 21.	<b>Emerson, R. A.</b> 9.
<b>Bruce, A. B.</b> 2.	<b>Enriques, P.</b> 2.
<b>Bryan, M. M.</b> 9.	<b>Ernst, A.</b> 9. 22.
<b>Bryk, F.</b> 17.	<b>Escherich, K.</b> 30.
<b>Bumüller, J.</b> 2.	<b>Espriella, J. de la</b> 28.
<b>Bunyard, E. A.</b> 22.	
<b>Burlingame, L. L.</b> 22.	<b>Feldmann, J.</b> 9.
<b>Caron-Eldingen, v.</b> 28.	<b>Ficalbi, E.</b> 2.
<b>Carothers, E. E.</b> 27.	<b>Fischer, E.</b> 3. 9. 17.
<b>Christensen, C. J.</b> 28.	<b>Foà, A.</b> 18.
<b>Clausen</b> 28.	<b>Foot, K. and Strobell</b> 18.
<b>Claussen, P.</b> 22.	<b>Forsaith, C. C.</b> 23.
<b>Cockerell, T. D. A.</b> 9.	<b>Forster, A.</b> 24. 26.
<b>Cohen, S. C.</b> 28.	<b>Franckenstein, H. M.</b> 26.
<b>Cole, L. J.</b> 30.	<b>Frandsen, H. N.</b> 28.
<b>Cole, R. D.</b> 26.	<b>Franz, V.</b> 3. 18.
<b>Colley, F.</b> 21.	<b>Fritsch, M.</b> 21. 26.
<b>Collins, G. N.</b> 9.	<b>Frost, H. B.</b> 3.
<b>Comes, O.</b> 28.	<b>Frost, H.</b> 10.
<b>Cook, O. F.</b> 2.	<b>Fruwirth, C.</b> 28.
<b>Copeland, E. B.</b> 2.	<b>Fuchs, H. M.</b> 18.
<b>Correns, C.</b> 9.	<b>Fujii, K. and Kuwada, Y.</b> 10.
<b>Corrie, L.</b> 9.	
<b>Coulter, J. M.</b> 2.	<b>Gates, R. R.</b> 3. 10.
<b>Cragg, Ed. and Drinkwater, H.</b> 21.	<b>Gaupp, E.</b> 3.
<b>Gnénot, L.</b> 2.	<b>Gerould, J. H.</b> 18.
<b>Czepa, A.</b> 2.	<b>Geyer, K.</b> 18.
<b>Damm, O.</b> 2.	<b>Gildemeister, E.</b> 10.
<b>Daniel, L.</b> 9.	<b>Gillmer, M.</b> 18.
<b>Davenport, C. B.</b> 17. 21.	<b>Gobi, C.</b> 3.
<b>Davis, B. M.</b> 9.	<b>Göbell, R. und Runge, W.</b> 21.
<b>Dechambre, P.</b> 2.	<b>Goldschmidt, R.</b> 3. 18. 27.
<b>Demole, V.</b> 2.	<b>Goodale, H. D.</b> 18.
<b>Detjen, L. R.</b> 9.	<b>Goodspeed, T. H. and Ayres, A. B.</b> 10.
	<b>Goodspeed, T. H. and Clausen, R. E.</b>
	3. 10.

Goodspeed, T. H. and Kendall, J. N. 10.	Höppner, H. 11.
Gregory, W. K. 24. 25. 26.	Howard, A., Howard, G. L. C. and Khan, A. R. 11.
Gulick, J. T. 3.	Huxley, J. S. 18.
Haagedoorn, A. C. and A. L. 3.	Hyde, R. R. 18.
Haecker, V. 3. 25. 30.	Ihmels, C. 4.
Hagedorn, A. L. en A. C. 18.	Ikeno, S. 11.
Hagedorn-La Brand, A. C. en Hagedorn, A. L. 10.	Ishikawa, M. 23.
Hahn, E. 3.	Isserlis, L. 4.
Hall, C. J. J. van 10.	Jacobson, H. O. 11.
Halsted, B. D. 40.	Jacobsson-Stiasny, G. 23.
Hance, R. T. 10.	Jastrow, J. 30.
Hans, A. 10.	Jenning, H. S. 4. 18.
Hansen, A. A. 10.	Johannsen, W. 4.
Hansen, J. 30.	Joltkewitsch, V. 12.
Hasebroek, K. 18. 25.	Jones, D. F. 4.
Haseman, L. 28.	Jones, L. R. and Gilman, J. C. 29.
Harland, S. C. 10.	Kajanus, B. 4. 12.
Harris, J. A. 3. 10. 11.	Kaltenbach, R. 18.
Harris, F. S. and Hogenson, J. C. 10.	Kammerer, K. 19.
Harrison, J. W. H. 18.	Kapteyn, J. C. 4.
Hart, D. B. 3.	Karplus 21.
Hartmann, M. 11. 18. 25.	Kathariner, L. 4.
Havas, G. 11.	Keller, K. und Tandler, J. 19.
Hayes, H. K. 11.	Kempton, J. H. 12.
Hector, G. P. 11.	Kenjiro und Yoshinari, K. 12.
Hedlund, T. 23.	Kiebling, L. 29.
Heikertinger, F. 3.	Kirchner, O. v. 12.
Heinricher, E. 11. 23.	Kirk, H. B. 4.
Heinroth 3.	Klebahm, H. 4.
Helweg, L. 29.	Klebs, G. 12. 23.
Henning, E. 11.	Klempnauer-Alleustein 4.
Henson, V. 3.	Koch, A. 4.
Heribert-Nilsson, N. 3. 11. 29.	Kohlbrugge, J. H. T. 5.
Heron, D. 3.	Kohn, A. 5.
Hess, C. v. 4. 25.	Koketsu, R. 23.
Hertwig, P. 4.	Kollmann, J. 21.
Hertwig, R. 4.	Kouradi, D. 21.
Higgins, D. F. 11.	Kranichfeld, H. 5.
Hirschfeld, L. 4.	Kraus, C. 12.
Hirschler, J. 4.	Kräusel, R. 29.
Hoar, C. S. 11.	Krieg, H. 45.
Hochenegg, J. v. 21.	Kříženecký, J. 5.
Hoffmann, G. v. 30.	Kroon, H. M. 30.
Holmes, S. 4.	Kudelin, N. 19.
Honing, J. A. 29. 11.	

Kühn, O. 5.  
 Kükenthal, W. 25.  
 Küster, E. 12.  
 Kusnezow, N. 23.

Lakon, G. 12.  
 Larsson, R. 5.  
 Laughlin, H. 5.  
 Lécaillon, M. A. 19.  
 Leffmann, H. 5.  
 Lehmann, E. 12.  
 Leighty, C. E. 12.  
 Lek, H. A. A. v. d. 23. 29.  
 Lenz, F. 5. 19. 21. 30.  
 Leva 22.  
 Lindstrom, E. W. 12.  
 Lingelsheim, A. 23.  
 Little, C. C. 19.  
 Lloyd-Jones, O. 19.  
 Lloyd-Jones, O. and Errard, J. M. 19.  
 Loeske, L. 5.  
 Longley, W. H. 12.  
 Longman, A. H. 5.  
 Lotsy, J. P. 5. 12.  
 Love, H. H. and Fraser, Å. C. 12.  
 Lutz, A. M. 27.  
 Lutz, M. 13. 27.  
 Luerssen 30.  
 Lundberg, J. 12.  
 Lundberg, J. und Åkerman, Å. 13.

Macbride, E. W. and Jackson, A. 19.  
 Mac Dowell, E. C. 19.  
 Maiden, J. H. 13.  
 Malinowski, E. 13.  
 Marshall, W. und Müller, H. 19.  
 Masson, E. 5. 22.  
 Massart, J. 23.  
 Matschie, P. 25.  
 Maurer, F. 5.  
 May, W. 5. 6.  
 Mayer, A. 13.  
 Mayer Gmelin, H. 13. 29.  
 Mc Fadden, E. A. 13.  
 Mc Lean, J. A. 19.  
 Mendel, G. 6.  
 Metcalf, H. M. 6.

Meyer, H. 22.  
 Meyer, M. 30.  
 Meyer, S. 6.  
 Miller, A. A. 6.  
 Miyazawa, B. 13.  
 Molz, E. 29.  
 Montemartini, L. 23.  
 Moore, C. W. 6.  
 Morgan, T. H. 6. 19. 27.  
 Muller, H. T. 19.  
 Murbeck, S. 13.  
 Murr, J. 13.  
 Myers, C. E. 13.

Nabours, R. K. 19.  
 Nachtsheim, H. 27.  
 Naef, A. 6.  
 Nilsson-Ehle, H. 13. 14. 29.  
 Nielsen, N. J. og Christensen, C. J. 29.  
 Noack, Th. 25.  
 Norton, J. B. S. 14.

Oehlkers, F. 6.  
 Onslow, H. 19.

Pascher, A. 23. 25.  
 Patané, G. 29.  
 Patten, W. 6.  
 Peare, M. 6.  
 Pearl, R. 6. 19.  
 Pearson, K. 6.  
 Pellew, C. 14.  
 Pirotta, R. 6.  
 Pitsch, O. 6.  
 Peter, B. 14.  
 Prell, H. 14.  
 Priug, G. H. 14.  
 Pritchard, F. J. 6. 14. 29.  
 Przibram, H. 6.  
 Posner, E. 30.  
 Punnett, R. C. 14.

Raabe, H. 19.  
 Rabaud, E. 6. 20.  
 Raffle, A. B. 22.  
 Ramaley, F. 22.  
 Reed, M. G. 23.

Renner, O. 6. 14.  
 Richet, C. 14.  
 Ridley, H. N. 7.  
 Risien, E. E. 14.  
 Ritter 23.  
 Ritzman, E. G. 20.  
 Roemer, Th. 7. 14.  
 Rosendahl, H. V. 14.  
 Rue, C. de la and Bartlett, H. H. 14.  
 Roule, L. 25.  
 Ruttmann, W. J. 30.  
  
 Sakamura, T. 27.  
 Salisbury, E. J. 14.  
 Sapper, K. 31.  
 Satterthwaite, T. E. 7.  
 Saunders, E. R. 7. 14.  
 Schallmeyer, W. 7. 31.  
 Schalow, H. 20.  
 Schaxel, J. 7.  
 Schellenberg, H. C. 15.  
 Schenk, H. 15.  
 Schiefferdecker, P. 25. 26.  
 Schiemann, E. 7.  
 Schiff, F. 26.  
 Schiffner, V. 23.  
 Schmidt 20.  
 Schmitz, K. E. F. 15.  
 Schulz, A. 23. 24.  
 Schulze, P. 20.  
 Schultz, W. 20.  
 Scott, L. B. 15.  
 Scott, W. B. 7.  
 Sears, P. B. 27.  
 Seiler, J. 20. 27.  
 Selzer, A. 20.  
 Sergi, S. 22.  
 Shamel, A. D. 15.  
 Shaw, H. B. 15.  
 Shuffeldt, R. W. 15.  
 Shull, A. F. 7.  
 Sieglbauer, F. 22. 26.  
 Siemens, H. W. 7. 22. 31.  
 Smith, G. 20. 26.  
 Sinnott, E. W. 15. 24.  
 Sirks, M. J. 7. 15.  
 Slotopolsky, B. 7.  
  
 Slye, M. 1. 20.  
 Sommer 22.  
 Sommer, R. 31.  
 Sonnenberger, M. 7.  
 Splendore, A. 29.  
 Surface, F. M. 15.  
 Surface, F. M. and Ziunn, J. 15.  
 Standfuß, M. 7.  
 Stange, B. 15.  
 Stark, P. 7. 15.  
 Steinach, E. 20.  
 Steiner, G. 25.  
 Sternfeld, R. 30.  
 Stomps, T. J. 7. 15.  
 Stout, A. B. 15.  
 Sturtevant, A. H. 20.  
  
 Täckholm, G. und Söderberg, L. 24. 27.  
 Tedin, H. 29.  
 Tennent, D. H. 20.  
 Teräsonori, K. 16.  
 Thellung, A. 24.  
 Thomson, J. A. 7.  
 Tischler, G. 24. 27.  
 Tjebbes, B. 29.  
 Tjebbes, K. 20.  
 Toldt, K. jun. 25. 26.  
 Trabut 24.  
 Trow, A. H. 16.  
 Tschermak, H. v. 20.  
 Tubenf, C. von 16.  
 Tupper, W. W. and Bartlett, H. H. 16.  
  
 Vallean, W. D. 16.  
 Vetter, J. 16.  
 Vollmann, F. 16.  
 Voorhues, J. H. 16.  
 Vries, H. de 7. 24.  
  
 Wagner, J. 16.  
 Waller, A. E. 8. 16.  
 Warren, E. 16.  
 Watt, H. J. 20.  
 Wegelin, C. 22.  
 Weinberg, W. 22.  
 Weiß, F. E. 8.  
 Wentworth, E. N. 20. 30.

Werth, E. 26.	Winkler, H. 16.
Wheldale, M. 8.	Wriedt, C. 21.
White, O. E. 8.	Wright, S. 8.
Whiting, P. W. 20.	Wylie, E. B. 16.
Whitney, D. D. 20.	
Williams, C. B. 20.	Yampolsky, C. 16.
Williams, C. 26.	
William, C. and Welton, F. 30.	Zade, A. 30.
Willis, J. C. 8. 16. 24.	Zederbauer, E. 8. 16.
Winge, Ö. 27.	Zimmermann, W. 16.



BAND XX HEFT I

SEPTEMBER 1918

ZEITSCHRIFT  
FÜR  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
UND  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEgeben VON

**E. BAUR** (POTSDAM), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (POTSDAM)

LEIPZIG  
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRÄGGER  
1918



**Inhaltsverzeichnis von Bd. XX Heft 1**

**Abhandlungen**

	Seite
Hartmann, Max, Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungerscheinungen bei haploiden Organismen - Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbienen . . . . .	1 - 26
Schultz, Walther, Versteckte Erbfaktoren der Albinos für Färbung beim Russenkaninchen im Soma dargestellt und rein somatisch zur Wirkung gebracht . . . . .	27 - 40

**Kleinere Mitteilungen**

Preisaufgabe der Kgl. Preußischen Akademie der Wissenschaften . . . . .	40
---	----

**Referate**

Bateson, W., Note on experiments with Flax at the John Innes Horticultural Institution Tammes . . . . .	10
Child, C. M., Studies on the dynamics of morphogenesis in experimental reproduction and inheritance. II. The control of head-form and head-frequency in Planaria by means of potassium cyanide Tammes . . . . .	58
Frost, Howard, B., The inheritance of doubleness in Matthiola and Petunia I. The hypotheses v. Graevenitz . . . . .	56
Gates, R. R., On pairs of species Tammes . . . . .	57
Kajanus, Zur Genetik der Samen von Phaseolus vulgaris v. Graevenitz	60
Klebahm, H., Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen Orobanchaceen aus der Lüneburger Heide Heribert Nilsson . . . . .	46
Kroon, H. M., De kruisingen in de huistierelt in Nederland, getoetst aan de tegenwoordige begrippen over erfelijkheid. Die Bedeutung der Bastardierung in der Niederländischen Haustierzüchtung, an dem gegenwärtigen Vererbungsstandpunkte geprüft. Sirks . . . . .	63
Lehmann, E., Art, reine Linie, isogene Einheit v. Ubisch . . . . .	41
Lehmann, E., Art, reine Linie, isogene Einheit. II. v. Ubisch . . . . .	41
Lehmann, E., 1916, Bakterienmutationen, Allogenie, Klonumbildungen Schiemann . . . . .	69
Lotsy, J. P., Prof. E. Lehmann über Art, reine Linie, isogene Einheit v. Ubisch . . . . .	41
Lotsy, J. P., Evolution by means of hybridization Ostenfeld . . . . .	42
Lotsy, J. P., La quintessence de la théorie du croisement Ostenfeld . . . . .	46

(Fortsetzung auf der dritten Seite des Umschlags)

# Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungerscheinungen bei haploiden Organismen

(*Chlamydomonas*, *Phycomyces*, Honigbiene).

Von Max Hartmann.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut f. Biologie Berlin-Dahlem.)

Im Jahre 1912 hatte ich in einer kleinen Mitteilung darauf hingewiesen, daß es möglich wäre, den theoretisch vermuteten Zusammenhang zwischen der Reduktionsteilung und der Aufspaltung und Umgruppierung bei der Mendelvererbung experimentell zu beweisen dadurch, daß man haploid entstandene Nachkommen eines  $F_1$ -Bastardes untersucht. Wenn die Aufspaltung und Neugruppierung in der Tat durch die Reduktionsteilung bewirkt wird, dann müssen solche nach der Reduktion entstandene haploide Individuen in ihrer Erblichkeit sich nicht wie  $F_2$ -Bastarde, sondern wie  $F_1$ -Gameten verhalten, also bei Monohybridismus rein zu gleichen Teilen nach den beiden Eltern aufspalten, bei Dihybridismus  $\frac{1}{4}$  väterliche,  $\frac{1}{4}$  mütterliche und  $\frac{1}{2}$  kombinierte Nachkommen liefern, wobei letztere wiederum zu gleichen Teilen aus Individuen A b und solchen a B bestehen müsse. Als einfachste Fälle zur Analyse solcher haploiden Nachkommen erschienen mir parthenogenetische Kinder von  $F_1$ -Bastarden. Natürlich können nur solche parthenogenetisch sich fortpflanzende Tiere benutzt werden, bei denen die Reduktion durchgeführt ist, also sogenannte haploide Parthenogenese<sup>1)</sup> vorliegt. Läßt sich in

<sup>1)</sup> In der bisherigen Literatur sind statt haploide (mit) und diploide (ohne Reduktion) Parthenogenese meist die WINKLERSchen Ausdrücke generative und somatische Parthenogenese in Gebrauch. Da der Begriff „somatic“ in der Biologie etwas ganz anderes bedeutet als Zellen mit diploider Chromosomenzahl, habe ich schon früher (1909) die hier gebrauchten Ausdrücke diploide und haploide Parthenogenese vorgeschlagen, um eine Begriffsverwirrung zu vermeiden. Auch RENNER (1916) ver-

einem solchen Falle die oben geforderte Aufspaltung und Neukombination bei den haploid-parthenogenetischen Nachkommen eines  $F_1$ -Bastardes nachweisen, dann wäre dadurch der Beweis erbracht, daß die Reduktionsteilung in der Tat der Mechanismus ist, der die Aufspaltung und Umkombinierung bei der Mendelvererbung bewirkt. Zugleich wäre damit aber auch experimentell bewiesen, daß die Chromosomen die stofflichen Träger, wenigstens der mendelnden Eigenschaften sind.

Da ich Versuche an Hymenopteren, an die ich zuerst gedacht hatte, damals aus äußeren Gründen nicht durchführen konnte, so hatte ich zunächst die Frage an Schmetterlingen, die zudem auch technisch viel einfachere und leichtere Verhältnisse bieten, zu lösen versucht und zwar an *Bombyx mori*, für den von verschiedenen Autoren parthenogenetische Entwicklung beschrieben und bei dem von HENKING die Bildung zweier Reifeteilungen angegeben war, also aller Wahrscheinlichkeit nach haploide Parthenogenese vorlag. Die innerhalb dreier Jahre (1911—14) durchgeführten Versuche haben jedoch nicht zum Ziele geführt. Die alten Literaturangaben, daß der Seidenspinner parthenogenetisch entstehen könne, konnte bei Einhaltung aller Vorsichtsmaßregeln nicht bestätigt werden. Wohl beginnt ein großer Teil der Eier eine parthenogenetische Entwicklung und man kann auch experimentell durch verschiedene Mittel (Einwirkung von Salzsäure, Sonnenbestrahlung usw.) den Prozentsatz derselben erheblich steigern, doch kommt die Entwicklung bald zum Stillstand und es schlüpfen im Frühjahr aus diesen Eiern keine Raupen. Unter hunderten von Gelegen konnte so innerhalb dreier Jahre nicht ein parthenogenetisches Tier erhalten werden.

Seit 1914 wandte ich mich daher Zuchtversuchen mit Hymenopteren, und zwar mit der Honigbiene, zu, um die oben geschilderte Frage zur Entscheidung zu bringen. Auf das gleiche Objekt sowie Hummeln haben kürzlich ARMBRUSTER, NACHTSHEIM und ROEMER (1917) zum Studium der Gametenbeschaffenheit bei Bastardierung hingewiesen und NACHTSHEIM und ROEMER haben die älteren Kreuzungsresultate bei der Biene, sowie die biologischen und technischen Schwierigkeiten, die Vererbungsstudien hier entgegen stehen, näher erörtert, ARMBRUSTER die Verhält-

---

wirft neuerdings diese WINKLERSche Nomenklatur. „Ein Soma, einen Leib, einen aus früher oder später ausgewachsenen Zellen bestehenden Vegetationskörper im Gegensatz mindestens zu den Fortpflanzungszellen (PFEFFER verwendet somatisch sogar als Gegensatz zu embryonal, ebenso JOST) kann auch eine haploide Erscheinungsform haben.“ (RENNER, O., 1916, p. 350.)

nisse bei Hummeln. Obwohl nun unsere eigenen Experimente, an denen Herr Dr. ARMBRUSTER seit Frühjahr 1917 als Mitarbeiter teilnimmt, noch nicht bis zu dem entscheidenden Resultat gediehen sind<sup>1)</sup>, (es kann frühestens Ende 1918 erwartet werden), so möchte ich doch zu dieser Frage trotz der eingehenden Behandlung, die sie kürzlich in der oben erwähnten Arbeit erfahren hat, schon jetzt aus verschiedenen Gründen mich nochmals äußern. Einmal liegt nämlich eine vorläufige Mitteilung von NEWELL (1915), einem amerikanischen Forscher, über Vererbung bei der Honigbiene vor, die das prinzipielle Resultat schon enthält, und die merkwürdigerweise von NACHTSHEIM und ROEMER keine rechte Beachtung gefunden hat, dann sind vor allem durch PASCHER (1915) für das Phytoflagellat *Chlamydomonas* und von BURGEFF (1916) für den Zygomyceten *Phycomyces* sehr wichtige und interessante Vererbungserscheinungen bekannt geworden, die ebenfalls an haploiden Individuen zutage treten, deren Entstehung aber eine ganz andere ist, als die der parthenogenetischen Tiere. Die theoretische Tragweite dieser Ergebnisse, der bei parthenogenetisch entstandenen Bienen sowohl wie der bei haploiden Protisten resp. Pilzen, scheint mir aber von keinem der bisherigen Autoren in ihrer vollen Bedeutung erkannt und gewürdigt zu sein, zudem werden noch die bei den verschiedenen Formen mit ihrer sehr verschiedenen Fortpflanzungsbiologie zutage tretenden homologen Vererbungserscheinungen durch eine sehr verschiedene und zum Teil nicht sehr glücklich gewählte Nomenklatur verwischt. Im folgenden soll daher die theoretische Bedeutung der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Haplonten) unter Hinweis auf die erzielten Resultate bei Bienen, *Chlamydomonas* und *Phycomyces* nochmals kurz erörtert, sowie Vorschläge zu einer einheitlichen Nomenklatur unterbreitet werden.

<sup>1)</sup> Zunächst mußten die technischen und biologischen Schwierigkeiten, auf die NACHTSHEIM und ROEMER ja eingehend hingewiesen haben, überwunden werden. Die Regulierung der Begattung wurde einsteils durch Errichtung einer Belegerstation im Grunewald erreicht, andernteils auch direkt im Stock resp. in einem dazu eigens konstruierten und durch Absperrgitter gegen Drohnen gesicherten Vorraum erzielt. Begattung im Stock hatte nach mündlicher Mitteilung schon früher Herr Dr. KÜSTENMACHER in ähnlicher Weise erhalten. Ich möchte nicht verfehlt, Herrn Dr. KÜSTENMACHFR, dem ich die erste praktische Unterweisung in der Imkerei und auch den Vorschlag verdanke, hierfür sowie für seine sonstige stets bereitwillige Hilfe auch an dieser Stelle öffentlich meinen Dank auszusprechen. Bei der Vermischung der meisten Bienenrassen galt es weiterhin die Ausgangsstämme zunächst einige Jahre auf ihre Reinheit hin zu prüfen.

1. *Chlamydomonas*. Da die Fortpflanzungs-biologischen Verhältnisse bei der Honigbiene am verwickeltesten sind, sei mit den Ergebnissen PASCHERS bei *Chlamydomonas* begonnen. PASCHER war es nach vielen vergeblichen Versuchen gelungen, zwei *Chlamydomonas*-Arten, die sich in mehreren Merkmalen (Form, Membranpapille, Chromatophor, Stigma, Hülle der Zygote usw.) unterscheiden (s. Fig. 3 und 4 a, b), zu kreuzen und in äußerst schwierigen und hohe technische Anforderungen stellenden Versuchen die Nachkommen dieser Kreuzung teilweise zu analysieren. Die Chlamydomonaden sind eine Gruppe einzelliger Phytoflagellaten, bei denen alle vegetativen Individuen nur die haploide, halbe Chromosomenzahl aufweisen. Bei den von PASCHER gekreuzten Arten waren es 10 Chromosomen. Die Befruchtung vollzieht sich in der Weise, daß in einer Zelle durch gewöhnliche Zellteilung, also ohne Reduktion, 8—16 Gameten entstehen, von denen nach Freiwerden je zwei paarweise verschmelzen und eine Cystozygote bilden. In der Zygote vollzieht sich die Karyogamie, es entsteht ein Syncarion mit 20 Chromosomen und bei der Keimung teilt sie sich in vier Zellen, sogenannte Zoosporen. Durch diese zwei Zellteilungen vollzieht sich sofort wieder die Reduktion, und die keimenden Zoosporen haben also bereits wieder die haploide Chromosomenzahl. Es sind somit Gonen (LOTSY) oder Gonosporen (RENNER). Sie werden direkt zu vegetativen Individuen und vermehren sich weiterhin agam durch einfache Teilung. Die Zygote ist mithin das einzige diploide Zellstadium in dem Entwicklungsgang dieser Organismen.

Die folgenden Schemata (Fig. 1 und 2) mögen die Unterschiede in der Fortpflanzungsbiologie gegenüber der der Tiere und höheren Pflanzen<sup>1)</sup> verdeutlichen. Da bei den Tieren und höheren Pflanzen der Phänotypus in der Regel nur in diploidem Zustand auftritt, so kann man sie als diploide Wesen oder Diplonten bezeichnen, Organismen wie *Chlamydomonas* dagegen, die nur als haploide Wesen die „Artmerkmale“ aufweisen, als Haplonten. Dieselbe Fortpflanzung wie bei *Chlamydomonas* ist bei Thallophyten weit verbreitet; sie findet sich bei den grünen Algen, den Konjugaten und bei einem Teil der Pilze speziell bei den Oomyceten.

---

<sup>1)</sup> Für höhere Pflanzen ist das Schema insofern nicht ganz zutreffend, als die kleine, versteckte haploide Phase nicht berücksichtigt ist. Da dieselbe phänotypisch meist keine Rolle spielt, kann hier davon abgesehen werden.

Bei höheren Tieren stellt man nun beim Vererbungsversuch aus Gameten zweier diploider Eltern einen Bastard her ( $F_1$ ) und untersucht die diploiden Nachkommen ( $F_2$ ) bei Inzucht auf ihre Erblichkeit. Die Aufspaltung und Umgruppierung der Eigenschaften der heterozygoten  $F_1$ -Generation erfolgt nach der Theorie bei der Gametenbildung, kann jedoch erst wieder in gepaartem Zustand in der  $F_2$ -Generation erkannt und untersucht werden. Bei der Bastardierung von Haplonten dagegen treten die aus der  $F_1$ -Zygote sich entwickelnden Individuen (Zoosporen,

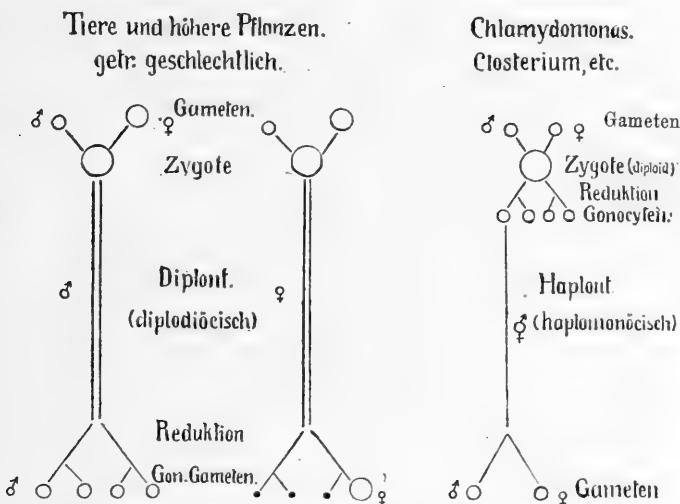


Fig. 1. Schema des Fortpflanzungszyklus von Tieren und höheren Pflanzen (getrennt geschlechtlich). Die kleine haploide Phase bei Pflanzen ist dabei nicht berücksichtigt.

Fig. 2. Schema des Fortpflanzungszyklus von reinen Haplonten (Chlamydomonas, Closterium usw.). Von den vier aus den Gonocyten entstehenden Haplonten ist nur einer im Schema dargestellt.

Gonen) bereits in reduziertem, haploidem Zustande uns entgegen. Sie entsprechen in vererbungstheoretischer Hinsicht den  $F_1$ -Gameten. Die Aufspaltung und Neukombination kann also hier schon direkt an den  $F_1$ -Individuen untersucht werden und zwar treten sie, da dieselben fortbewegungsbiologisch keine Gameten sind, sich also nicht paaren, in viel einfacheren und viel durchsichtigeren Zahlenverhältnissen auf, wie bei den  $F_2$ -Generationen diploider Organismen. Nur die Zygote wird, wenn sie einer phänotypischen Untersuchung überhaupt zugänglich

ist, vererbungstheoretisch der  $F_1$ -Generation eines diploiden Bastardes entsprechen, und man kann in letzterem Fall bei der  $F_1$ -Generation eine diploide Phase, die Zygote, und eine haploide Phase, die eigentlichen vegetativen Haplonten<sup>1)</sup>, unterscheiden und analysieren.

Theoretisch ist somit zu erwarten, daß die haploiden Individuen einer  $F_1$ -Generation sich in ihrer Vererbung genau so verhalten, wie wir es von den  $F_1$ -Gameten annehmen. PASCHERS Ergebnisse haben in der Tat diese Annahme vollkommen bestätigt. Die  $F_1$ -Zygoten zeigen durchgängig deutlich die Merkmale beider Eltern (Fig. 4, c, d). Unter den  $F_1$ -Zoosporen resp. deren haploiden Nachkommen fanden sich zwei Gruppen; die eine enthält nur die beiden Elterformen und zwar traten beide Stammformen im gleichen Zahlenverhältnis auf, die andere Gruppe enthielt Individuen, die in verschiedener Weise eine Mittelstellung zwischen den beiden Stammarten einnahmen.

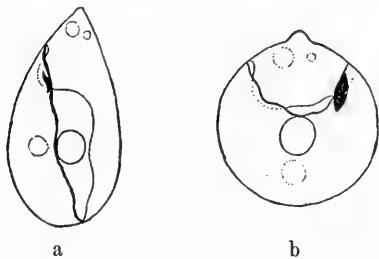


Fig. 3, nach PASCHER, 1916.  
a vegetatives Individuum von *Chlamydomonas I*, b vegetatives Individuum von *Chlamydomonas II*.

der Beschaffenheit der  $F_2$ -Generation von Diplonten durch statistische Feststellung erschlossene Aufspaltung der  $F_1$ -Gameten an den aus der Reduktion hervorgehenden haploiden Zellen (in diesem Falle  $F_1$ -Haplonten) direkt beobachtet und bewiesen.

Wenn PASCHER meint, daß man nur versucht sein könnte, die vorstehend beschriebenen Fälle der Bildung der reinen Stammarten aus den *Chlamydomonas*-Heterozygoten völlig gleich zu setzen jener, die bei der

<sup>1)</sup> Die durch agame Teilung aus den Zoosporen entstandenen Individuen von *Chlamydomonas* darf man nicht als  $F_2$ -Generation ansprechen, wie das ROEMER und NACHTSHEIM tun, da sie vererbungstheoretisch ja nur den  $F_1$ -Gameten entsprechen. Eine ungeschlechtliche Vermehrung in der Haplophase bringt natürlich in der genotypischen Beschaffenheit derselben ebensowenig eine Änderung hervor, wie die vegetative Vermehrung beispielsweise eines pflanzlichen  $F_1$ -Bastardes durch Stecklinge usw. eine  $F_2$ -Generation liefern kann.

Reduktion der Sporenmutterzellen diploider Pflanzen stattfindet, so drückt er sich wohl zu vorsichtig aus und unterschätzt die Bedeutung seines Resultates. Vielmehr ist sein Versuch (besonders im Zusammenhang mit der direkten Beobachtung der Aufspaltung der Gonosporen in der Zygote) nach den noch zu besprechenden Resultaten NEWELLS (1915) bei Bienen der erste bisher vorliegende exakte und direkte Beweis, daß die Mendelspaltung überhaupt durch die Re-

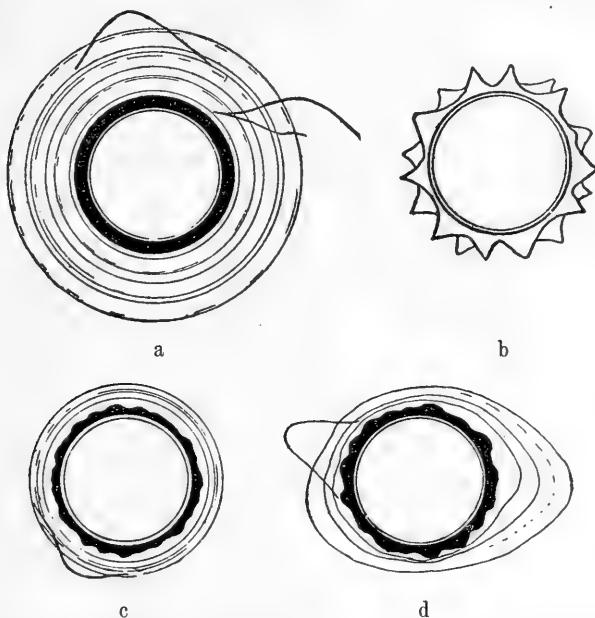


Fig. 4, nach PASCHER, 1916. a Homozygote von *Chlamydomonas II*, b Homozygote von *Chlamydomonas I*, c d Heterozygoten zwischen *Chlamydomonas I* und *Chlamydomonas II*  
bei d sind die wenigen Hüllen durch Spannungen im Agar verzogen.

Bei den Homozygoten von *Chlamydomonas II* und den beiden Heterozygoten sind die Membranen der beiden resp. der einen Gamete von *Chlamydomonas II* noch deutlich zu sehen.

duktionsteilung zustande kommt. Bei diesem rein haploiden Organismus ist nämlich eine Möglichkeit, daß die Aufspaltung in einer anderen Weise etwa durch Unterdrückung auf einem Stadium vor oder nach der Reduktion, oder durch eine Zellteilung vor oder nach derselben zustande käme, nicht vorhanden. Die mit den gleichen Charakteren, wie die vegetativen Individuen ausgestatteten Gameten verschmelzen und bilden die Zygote und aus der Zygote kommen nach Durchführung der Karyogamie und der beiden Reifeteilungen wieder je

zwei den Eltern resp. den Gameten durchaus gleiche Zellen zum Vorschein. Hier sind also alle Möglichkeiten der Aufspaltung auf diese eine Zelle, die Zygote und die sich in ihr abspielenden Zellteilungen, die Reduktionsteilungen beschränkt<sup>1)</sup>). Im Gegensatz zu dieser Deutung, die uns festzustehen scheint — PASCHER hat in 35 cytologisch untersuchten Fällen die Karyogamie festgestellt — hält PASCHER sogar den Fall denkbar, daß es entweder zu keiner völligen Kernverschmelzung oder wenn schon, so doch zu keiner Chromosomenverschmelzung kam, so daß der Sexualakt und damit die Reduktion doch nicht vollzogen wurde. Dann hätten sich die Kerne der beiden vereinigten Gameten, selbst wenn äußerlich vereinigt, im weiteren Verlaufe regelrecht geteilt und das Auftreten der beiden Stammeltern in den vorbesprochenen Kulturen hätte mit Aufspaltung gar nichts zu tun „und wäre ein, ich möchte sagen rein vegetativer Vorgang“ (S. 226). Diese Vorsicht und Einwände scheinen mir einer übertriebenen Skepsis entsprungen und hier nicht am Platze. Genau die gleichen Einwände beständen auch gegen die Aufspaltung bei den Diploiden, die PASCHER in keiner Weise zweifelhaft zu sein scheinen. Bei Karyogamie und Reduktion braucht keine Chromosomenverschmelzung zustande zu kommen, das Wesentliche ist die Verteilung ganzer Chromosomen durch eine Mitose, sind doch auch bei den Diploiden die väterlichen und mütterlichen Chromosomenabkömmlinge zwar meistens vereinigt in einem Kernbläschen, aber doch vollkommen gesondert, wie die Individualität der Chromosomen und die sogenannten gonomeren Zustände zeigen (HÄCKER). Der Grad der Sicherheit in der Deutung ist umgekehrt eher bei *Chlamydomonas* größer als bei den Diploiden, beweisen ja doch erst die Beobachtungen PASCHERS, wie oben ausgeführt, daß die Deutung der Aufspaltung bei den Diploiden durch Reduktion richtig ist.

Für die zweite Gruppe der Nachkommen der Heterozygoten, die in verschiedener Weise eine Mittelstellung einnahmen, sieht auch PASCHER den Beweis erbracht, daß diese Neukombination der Eigenschaften auf die Reduktionsteilung zurückzuführen sei, bei der die einzelnen Anlageträger vertauscht wurden. Leider hat PASCHER nur aus drei Zygoten solche Nachkommen erhalten und nur von einer bisher nähere Angaben über die verschiedenen Neukombinationen gemacht.

---

<sup>1)</sup> In einer während der Drucklegung erschienenen kleinen Mitteilung (Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 36, S. 163) vertritt PASCHER nun denselben Standpunkt und gibt seine frühere vorsichtige Zurückhaltung in diesem Punkte auf, so daß die folgenden Ausführungen gegen seinen früheren vorsichtigen Standpunkt hinfällig geworden sind.

Darnach sollen vier Typen solcher Zwischenformen vorhanden sein, die je nach Form, Lage der Chromatophoren usw. unterscheidbar seien, in sich aber wieder selbst stark variieren (Fig. 5). Daß diese vier Typen auf die vier aus der Heterozygote hervorgehenden Zoosporen zurückgehen, wie PASCHER meint, ist zytologisch nicht ohne weiteres zu verstehen. Handelt es sich doch nur um die Nachkommen einer einzigen Zygote, so daß nur eine eigentliche Reduktionsteilung und somit nur zwei Typen von Neukombinationen zu erwarten sind. Nur für den (mit den meisten zytologischen Ergebnissen nicht im Einklang stehenden) Fall, daß erst die

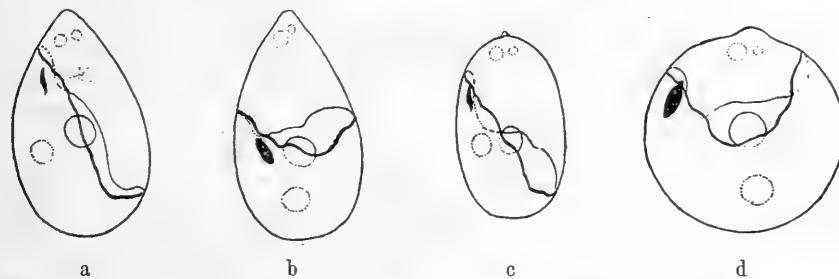


Fig. 5, nach PASCHER, 1916. Die aus einer Heterozygotenkultur auftretenden vier Typen von Individuen (Haplokombinationen). a entsprach fast völlig Chlamydomonas I, ist aber etwas kleiner, wich aber von Chlamydomonas I trotz der morphologischen Übereinstimmung in seinem Gehabt ab; b hatte die Form von Chlamydomonas I, aber einen mehr basalen Chromatophor, ähnlich wie Chlamydomonas II, Exemplar mit sehr kleinem Chromatophor; c hatte eine Zwischenform zwischen Chlamydomonas I und Chlamydomonas II, war gestreckter als Chlamydomonas II, aber nicht verschmäler als Chlamydomonas I und hatte die Membranpapille wie auch den Chromatophoren von Chlamydomonas II. Exemplar mit sehr kleinem Chromatophor; d ist trotz morphologischer Übereinstimmung mit Chlamydomonas II größer als diese; bildete meist zwei Zoosporen und neigte besonders stark zu Anomalien.

zweite Reifeteilung die Reduktionsteilung wäre, wären vier Typen möglich, da bei der zweiten Reifeteilung bei zwei Kernteilungen verschiedene homologe Chromosomen vertauscht werden könnten. Nach den Abbildungen und der Beschreibung PASCHERS scheint mir die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß in der Tat nur zwei Typen vorhanden sind, die besonders in der Lage des Chromatophoren stark variieren. Doch könnte auch, da es sich ja um Artkreuzungen handelt, eine Unreinheit der Gameten und Faktorenaustausch vorliegen, wodurch die Chromosomen gewissermaßen in einen labilen Zustand geraten, so daß auch die zweite Teilung (ev. auch noch spätere) keine reine Äquationsteilung gewesen wäre. Eine

Entscheidung dieser Fragen hätte nur eine Analyse der weiteren Generation bringen können, die aber nicht möglich war<sup>1)</sup>. Denn alle diese Mischformen waren sehr schlecht wüchsig, neigten zu Abnormitäten und gingen trotz aller Sorgfalt ein. Erwähnt sei nur noch, daß PASCHER auch in einer keimenden Heterozygote direkt vier Schwärmer beobachteten konnte, die mehr oder minder deutliche Mischformen vorstellteten, so daß also nicht nur die Aufspaltung, sondern auch die Neukombination direkt in der Zygote beobachtet wurde.

PASCHER hat nun vorgeschlagen, die Neukombination bei seinen haploiden *Chlamydomonas*-Hybriden als Haplomikten und den ihnen zugrunde liegenden Vorgang als Haplotaxis zu bezeichnen, um den seiner Meinung nach tiefgehenden Wesensunterschied gegenüber den amphimiktischen Hybriden diploider Organismen zum Ausdruck zu bringen. Aber auch unsere haploiden Kombinationen sind durch Amphitaxis entstanden, genau wie die diploiden Neukombinationen bei F<sub>2</sub>. Der Unterschied gegenüber letzteren ist nur der, daß unsere haploiden F<sub>1</sub>-Neukombinationen vererbungstheoretisch den F<sub>1</sub>-Gameten diploider Organismen entsprechen, die aber bekanntlich nicht phänotypisch analysiert werden können. Dagegen müßten sich die F<sub>2</sub>-Zygoten von *Chlamydomonas* vollkommen wie F<sub>2</sub>-Generationen Diploider verhalten. Leider konnten aber, wie schon bemerkt, keine F<sub>2</sub>-Generationen erzielt werden. Der Name Haplomikten scheint mir jedenfalls völlig überflüssig, da es sich in beiden Fällen in gleicher Weise um Kombinationen handelt, und es empfiehlt sich nur die schon in F<sub>1</sub> auftretenden Kombinationen von Haplonten gegenüber den früher allein bekannten diploiden Kombinationen als Haplokombinationen zu bezeichnen.

2. *Phycomyces*. Ähnlich wie PASCHER bei *Chlamydomonas*, einem reinen Haplonten, Aufspaltung und Neukombination bei den F<sub>1</sub>-Haplonten nachgewiesen hat, konnte BURGEFF (1915) in zwei ausführlichen äußerst gewissenhaft durchgeführten Arbeiten über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens*, einen Zygomyceten mit verhältnismäßig deutlichem antithetischen Generationswechsel, Aufspaltung und Neukom-

---

<sup>1)</sup> In der oben zitierten neuen Mitteilung gibt PASCHER einen Fall bekannt, bei dem unzweifelhaft vier Typen aus der Zygote hervorgingen, nämlich die beiden Elterntypen und zwei Neukombinationen, bei denen äußere Form und Chromatophoren, Beschaffenheit gegenseitig vertauscht sind. Hier bleibt theoretisch nur die eine Deutung, daß die zweite Reifeteilung die Reduktionsteilung bei *Chlamydomonas* ist und die oben ausgesprochenen weiteren Möglichkeiten sind dadurch wohl ausgeschlossen. Doch wäre eine Sicherstellung dieser Deutung durch zytologische Untersuchung nun äußerst erwünscht.

bination in der haploiden Phase feststellen. Zum näheren Verständnis dieser Verhältnisse ist es wohl angebracht, die Entwicklung dieses Pilzes kurz zu schildern, die vor allem dem zoologischen Leser vielfach nicht so geläufig sein dürfte.

*Phycomyces* bildet ein polyenergides (vielkerniges) Mycel mit haploiden Kernen (12 Chromosomen). Die Befruchtung besteht in einer isogamen Gametangien-Kopulation, das heißt es fusionieren nicht einkernige Gameten, sondern die vielkernigen Gametenmutterzellen, die Gametangien. In der Zygote finden sich also nicht nur ein väterlicher und ein mütterlicher Kern, sondern viele. Bei der Keimung, die etwa nach sechs Monaten im Licht erfolgt, treten zuerst alle Kerne zu Paaren zusammen; ein Teil der Paare verschmilzt (ca. 24 Chromosomen) und tritt sofort in Reduktionsteilung. Das Schicksal der nicht verschmelzenden ist nicht ganz sicher, entweder gehen sie zugrunde oder passieren die Zygote apogam. Bei der Keimung entsteht ein Sporangienträger, der schließlich einkernige Sporen liefert. Der Sporangienträger stellt die diploide Phase, den Sporophyten von *Phycomyces* dar. Erst in ihm vollzieht sich die Karyogamie, die sofort von der Reduktionsteilung gefolgt ist. Die Sporen gehen jedoch nicht direkt aus den Gonerkernen hervor, sondern letztere teilen sich erst noch mehrmals, ehe sie die einkernigen Sporen liefern. Aus letzteren entstehen weiterhin haploide Mycelien, die auch haploide Sporangienträger liefern. Die Sporen dieser haploiden Sporangien sind im Gegensatz zu denen des diploiden Ursporangiums vielkernig. Wir haben also bei *Phycomyces* einen ausgesprochenen Generationswechsel im Sinne HOFMEISTERS. Die Diplophase oder der Diplont ist beschränkt auf die Zygote und das Ursporangium. Die Sporen des letzteren liefern Haplonten<sup>1)</sup>, die sich ebenfalls durch Sporangienbildung vermehren können. *Phycomyces* ist nun in seiner Haplophase in der Regel scharf getrennt geschlechtlich (haplodioecisch)<sup>2)</sup> und trotz äußerlicher Isogamie ist eine Befruchtung nur

<sup>1)</sup> BURGEFF nennt in seiner Arbeit alle haploiden Phasen (Haplonten) einfach Gameten, weil sie vererbungsphysiologisch sich wie die Gameten von reinen Diploiden verhalten, eine äußerst verwirrende Nomenklatur, die, wie auch RENNER (1914, S. 356) bemerkt, schwerlich Zustimmung finden wird.

<sup>2)</sup> Für die Bezeichnung des getrenntgeschlechtlichen oder zwittrigen Zustandes im haploiden Gametophyten und im diploiden Sporophyten hat BLAKESLEE die nicht sehr bezeichnenden Namen homothallisch, heterothallisch, homophytisch, heterophytisch vorgeschlagen, wobei er „Thallus“ für die haploide, „Phytum“ für

möglich, wenn Sporen entgegengesetzten Geschlechtes, + und — Sporen, auf derselben Platte zur Aussaat gelangen. Nur die Zygote und das diploide Ursporangium, also die Diplophase, sind zwittrig (diplomonöcisch). Die Sexualanlagen werden, wie wir noch genauer sehen werden, wie Gene bei dem Übergang von der Diplophase zur Haplophase durch die Reduktionsteilung aufgeteilt. Das beifolgende Schema (Fig. 6) soll den eben geschilderten Entwicklungsgang nochmals kurz zur Anschauung bringen.

BURGEFF hat nun eine Mutante, die Varietät *piloboloides*, die sich durch die Art, wie die Sporangienträger gebildet werden, sowie durch eine kropfartige Anschwellung unterhalb des Sporangienhalses von der Stammart *nitens* deutlich unterscheidet, mit der letzteren gekreuzt. *Nitens* + × *nitens* — und *piloboloides* + × *piloboloides* — ergab homozygotische Nachkommen in der F<sub>1</sub>-Diplo- wie Haplophase bezüglich des Phänotypus. Nur die Sexualität spaltet in den F<sub>1</sub>-Haplonten auf<sup>1)</sup>. Sowohl die Kreuzung *nitens* + × *piloboloides* —, als *piloboloides* + × *nitens* — ergab in der F<sub>1</sub>-Diplophase, also im Ursporangium, Heterozygoten, bei denen zwar vorwiegend der *nitens*-Charakter dominant war, daneben aber auch dominante *piloboloides* sowie intermediäre Formen auftraten. Diese Variabilität des Phänotypus des F<sub>1</sub>-Diplonten ist vermutlich durch die Vielkernigkeit bedingt. Dabei können entweder die *piloboloides*- oder *nitens*-Kerne überwiegen und mögen so den Phänotypus bestimmen. Die Gonkerne resp. die nachträglich aus denselben entstehenden Sporen des Ursporangiums liefern nun Mycelien, also F<sub>1</sub>-

die diploide Generation verwendet. Bei der Durchführung dieser Nomenklatur stößt man aber, wie schon CORRENS 1913 gezeigt hat, auf die größten Schwierigkeiten, da z. B. der „Thallus“ von *Fucus vesiculosus* heterophytisch heißen würde. Durch Verbindung der alten Ausdrücke monöcisch und diöcisch mit den bequemen Worten haploid und diploid erhält man dagegen eine einwandfreie und dabei viel bequemere und bezeichnendere Nomenklatur.

<sup>1)</sup> Außer homozygotischen und streng haplodioecischen Haplonten kommen aber auch sogenannte neutrale (zwittrige) und heterocaryotische vor. Bei diesen sind zwar auch die Kerne haploid (azygot), aber es finden sich im gleichen Myzel + und — Kerne (neutrale Individuen) resp. *nitens* und *piloboloides*-Kerne (heterocaryotische Individuen). Sie kommen aller Wahrscheinlichkeit nach als Anomalien in der Weise zustande, daß in die Sporen des diploiden Ursporangiums zwei oder mehr Kerne hineingeraten sind. Näher kann auf diese Verhältnisse, sowie die interessanten Versuche BURGEFFS über die künstliche Herstellung solcher neutralen und heterocaryotischen Individuen durch Ppropfung (Mixochimären), sowie deren Trennung hier nicht weiter eingegangen werden, da sie aus dem Rahmen dieser Arbeit fallen.

Haplonten, die vollständig im Sinne der Mendelschen Spaltungsregel eine Aufspaltung und Umkombinierung aufweisen. Da die primären Sexualitätscharaktere sich bei diesem Pilz wie echte Gene verhalten, so haben wir damit hier gewissermaßen einen Fall von Dihybridismus mit den zwei Merkmalspaaren p, n u. +, —, so daß wir vier Sorten von Gonocyten zu erwarten haben p+, p—, n+ u. n—. Da die F<sub>1</sub>-Haplonten sich ja, wie bei *Chlamydomonas* schon näher ausgeführt, vererbungstheoretisch wie F<sub>1</sub>-Gameten bei Diploiden verhalten, also gewissermaßen personifizierte Gameten oder besser Gonocyten sind, so wären diese vier Möglichkeiten bei den haploiden Mycelien resp. Sporangien zu erwarten. Ein Teil der Zygoten lieferte bei den Versuchen BURGEFFS in der Tat die vier möglichen Kombinationen, und zwar alle vier Sorten etwa in gleicher Zahl. Besonders erwähnenswert ist der Umstand, daß die Mutante ursprünglich nur bei der —-Rasse auftrat, und daß durch die Kreuzung mit der Stammrasse auch die Vereinigung des p-Charakters mit der +-Eigenschaft bei den F<sub>1</sub>-Haplonten zutage trat, sich also auch die primären Sexualcharaktere wie mendelnde Gene verhielten und umkombiniert wurden. Jedenfalls zeigt die eben geschilderte Aufspaltung und Umkombination, und darauf kommt es hier in erster Linie an, daß auch bei diesem Pilz, der wieder eine ganz andere Entwicklung wie *Chlamydomonas* aufweist, die Aufspaltung und Neukombination durch die vorausgegangene Reduktionsteilung bewirkt wird. Allerdings werden bei den *Phycomyces*-Kreuzungen nicht nur die eben geschilderten normalen Verhältnisse bei den F<sub>1</sub>-Haplonten angetroffen, sondern es können bei denselben auch zwei Kombinationen ausfallen oder ein Diplont nur eine Art von F<sub>1</sub>-Haplonten liefern, wobei aber der Phänotypus dieser einförmigen F<sub>1</sub>-Haplonten von dem des F<sub>1</sub>-Diplonten verschieden sein kann. Hier handelt es sich aber vermutlich nur um einen metagamen Ausfall, offenbar wieder bedingt durch die Vielkernigkeit der Zygote. Näher auf diese interessanten, aber offenbar doch nur durch die speziellen Organisations- und Fortpflanzungsverhältnisse des *Phycomyces* ver-

### *Phycomyces.*

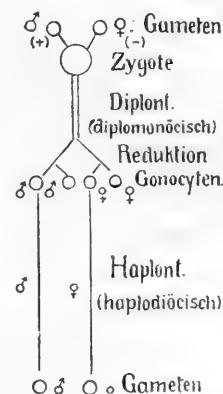


Fig. 6.

Schema des Fortpflanzungszyklus von *Phycomyces* (Diplohaplonten, antithetischer Generationswechsel). Von den vier aus den Gonocyten entstehenden Haplonten sind nur zwei dargestellt.

ursachten Dinge einzugehen, ist in diesem Zusammenhang nicht geboten, und es sei auf die Originalarbeit, sowie auf die Referate in dieser Zeitschrift wie im Archiv f. Protistenk. Bd. 38 verwiesen.

Bei diesem Pilz wäre es auch möglich gewesen, eine typische F<sub>2</sub>-Generation der Diplophase (Diplont, Ursporangium) herzustellen und deren Erblichkeit zu untersuchen. Allerdings ist dabei zu beachten, „daß nicht beliebige Gameten kopulieren können, sondern nur jeweils ein + -Gamet mit einem — -Gameten. Das Merkmalspaar des Geschlechts würde also beim Mendeln mit diploiden Phasen ausfallen. Der haploid-diöcische *Phycomyces* ist diploid-monöcisch.“

BURGEFF hat diesen Versuch nicht ausgeführt in der Meinung, er sei unmöglich, weil die vollständige Aufspaltung in den Keimsporangien nicht regelmäßig eintritt. Doch wäre das kein Hindernis und der Versuch ließe sich, wenigstens teilweise, zur Durchführung bringen. Man brauchte nur von allen vier möglichen Kombinationen regelmäßig aufgespalteter Ursporangien gleich viel Material, etwa gleich viel Haplosporangien oder gleich große Mycelstücke gemeinsam in der bekannten Weise auf eine Platte auszusäen. Aus den erhaltenen Zygosporen, die von vornherein in vier getrennten Sorten erhalten werden können, ließen sich dann die F<sub>2</sub>-Diplonten analysieren, teilweise auch noch die F<sub>2</sub>-Haplonten. Erstere müßten  $\frac{1}{4}$  homozygote *nitens*,  $\frac{1}{4}$  homozygote *piloboloides* und  $\frac{2}{4}$  heterozygote *nitens* ergeben, da ja der *nitens*-Charakter sich wenigstens überwiegend als dominant erwiesen hat. Wenn aber auch nicht zahlenmäßig, so könnte doch qualitativ die Aufspaltung der  $\frac{2}{4}$  heterozygoten *nitens* in den F<sub>2</sub>-Haplonten in *nitens* und *piloboloides* aufgezeigt werden.

Rekapitulierend sei nochmals hervorgehoben, daß durch die jetzt schon vorliegenden Versuche von BURGEFF für *Phycomyces* der sichere Beweis erbracht ist, daß die Aufspaltung und Umgruppierung der Gene in der Tat durch die Reduktion erfolgt. Wenn auch hier andere Möglichkeiten sich nicht so weit ausschließen lassen, wie bei *Chlamydomonas*, weil eben eine größere Diplophase, ja ein echter Diplont vorhanden ist, so sind doch andererseits die Verhältnisse hier gerade im Vergleich mit *Chlamydomonas* und reinen Diplonten (Tieren und höheren Pflanzen) wieder von besonderer Beweiskraft, weil genau an der Stelle der Entwicklung, bei der die Reduktion stattfindet und der Diplont die Haplonten liefert, auch die Aufspaltung und Umgruppierung der Gene sich vollzieht. Die gleichen Erblichkeitsverhältnisse wie *Phycomyces* müssen nun alle Pflanzen mit antithetischem HOFMEISTERSchem Generations-

wechsel aufweisen, bei denen also Diplonten d. h. diploide Sporophyten und Haplonten, haploide Gametophyten regelmäßig abwechseln. Bei der bekannteren weiten Verbreitung dieses Generationswechsels im Pflanzenreiche — er findet sich am ausgesprochensten bei allen Mosen und Farnen, aber auch bei vielen Pilzen, z. B. Ascomyceten und den Braun- und Rotalgen — dürften sich noch günstigere Formen finden lassen als *Phycomyces*, bei denen vor allem die lästige Vielkernigkeit fehlt, und es ist zu hoffen und zu erwarten, daß jetzt in Zukunft mehr derartige Formen auf ihre Erblichkeit hin studiert werden. Da die Entwicklung bei diesen Formen außerordentlich verschieden verläuft, und der Ort der Reduktion an ganz verschiedenen Stellen des Entwicklungskreislaufes sich findet, so wird jede Erblichkeitsanalyse einer solchen Form mit anderer Entwicklung wieder als ein neugearteter Beweis für die Richtigkeit der Theorie gelten können.

3. Honigbiene. Wir kommen nun zu dem dritten Falle von haploider Vererbungsweise, nämlich der bei haploid-parthenogenetischen Individuen (Drohnen) von Bienen. Da ROEMER und NACHTSHEIM jüngst in dieser Zeitschrift die Vererbungsweise sowie die früheren Ergebnisse von Bastardierungsversuchen bei der Honigbiene eingehend dargestellt haben, kann ich mich hierbei kurz fassen und auf einige Bemerkungen zu den Ausführungen von ROEMER und NACHTSHEIM, sowie die Schilderung der Ergebnisse NEWELLS beschränken. Zunächst seien einige Bemerkungen über die Benennungen der Generationen vorausgeschickt. ROEMER und NACHTSHEIM bezeichnen die parthenogenetisch entstandenen männlichen Nachkommen der  $P_1$ -♀ (Königinnen) als  $F_1$ -Drohnen. Fortpflanzungsbiologisch ist das zwar richtig, nicht aber vererbungstheoretisch. In letzter Hinsicht sind es nur die Haplophasen oder Haploiden der weiblichen  $P_1$ -Generation ( $P_1$ -Königin) und ich glaube, wenn wir die Vergleichung mit den Vererbungsweisen bei reinen Diplonten (Tieren und höheren Pflanzen), reinen Haplonten (*Chlamydomonas*), sowie Diplo-Haplonten (*Phycomyces*) scharf durchführen wollen, müssen wir auch unbedingt die sogenannten  $F_1$ -Drohnen nur als die ♂-Haplonten der weiblichen  $P_1$ -Generation bezeichnen.

ROEMER und NACHTSHEIM haben nun nur die Vererbungsweise bei Befruchtung der  $F_1$ -♀ mit ihren Geschwisterdrohnen, also in Wirklichkeit den  $P_1$ -♂-Haplonten auseinandergesetzt, die, wie sie selber richtig bemerken, in Wirklichkeit eine Rückkreuzung des Bastards mit der Muttervarietät ist. Da jedoch eine Bienenkönigin nur einmal in ihrem Leben befruchtet wird und mehrere Jahre lebt, läßt sich auch

eine richtige  $F_2$ -Generation herstellen, indem man im zweiten Sommer gezüchtete  $F_1$ -Königinnen durch Drohnen begatten läßt, die von im Jahre vorher gezogenen und befruchteten Schwestern dieser  $F_1$ -Königinnen abstammen. Da die Drohnen durch haploide Parthenogenese entstehen — sie sind ja nur die haploiden Phasen oder Haplonten der  $F_1$ -♀ —, wäre es dabei gleichgültig, durch was für Drohnen die vorjährigen  $F_1$ -Königinnen befruchtet waren. Es müßten also zur Kreuzung der  $F_2$ -Generation, mit anderen Worten keine Geschwister, sondern Tanten und Neffen verwendet werden. Speziell zur Prüfung der sogenannten Gameten- (besser Gonen-)reinheit ist dieser Versuch nicht uninteressant.

ROEMER und NACHTSHEIM haben nun ausführlich auf die bekannten älteren Angaben hingewiesen, daß die  $F_1$ -Arbeiterinnen mit zunehmendem Alter der  $P_1$ -Königin immer mehr mütterliche Merkmale aufweisen und schließlich rein mütterliche Charaktere zeigen sollen. Ob hier ein Nachlassen der Valenz der Spermien mit zunehmendem Alter vorliegt (also Modifikationen) oder aber ob die Potenz der Spermien eine Änderung erfährt (also eine genotypische Veränderung der männlichen  $P_1$ -Gameten), ließe sich, wie ROEMER und NACHTSHEIM ausgeführt haben, in der Weise prüfen, daß man aus solcher Bastardierung Arbeiterinnen jeden Jahrganges drohnenbrütig werden läßt und dann die von ihnen gebildeten Drohnen auf ihre Erblichkeit untersucht. „Letztere werden ohne weiteres über die erbliche Veranlagung der Arbeiterinnen jeden Jahrganges Aufschluß geben, jedoch nicht über die erbliche Veranlagung einzelner Arbeiterinnen, da viele gleichzeitig Eier legen.“ Bienenzüchterisch einfacher, sowie bienenzüchterisch und dabei auch vererbungstheoretisch sicherer, kann nun die Prüfung in der Weise ausgeführt werden, daß man  $F_1$ -Königinnen derselben  $P_1$ -Mutter aus verschiedenen Jahren, die man ja genau in bezug auf ihre Färbung auswählen kann, in ihren männlichen Nachkommen ( $\delta$ -Haplophasen) auf ihre erbliche Veranlagung prüft. Ob und wie die  $F_1$ -Königinnen dabei befruchtet oder ob sie unbefruchtet sind, ist hierfür gleichgültig. Wir gedenken im nächsten Jahre solche Versuche durchzuführen, falls sich die alten Angaben bei exakten Versuchen, das heißt mit homozygotischem Material bestätigen werden.

ROEMER und NACHTSHEIM haben dann weiterhin auf die Vielförmigkeit der  $F_1$ -Arbeiterinnen bei den älteren Versuchen speziell von BERLEPSCH und DZIERZON hingewiesen und vor allem des näheren ausgeführt, daß dieselbe nicht durch Heterozygotie der  $P_1$ -Drohnen bedingt sein kann, da ja eine Drohne als haploider Organismus eigentlich nie

heterozygot sein kann. Wenn sie allerdings meinen, man könne aus den älteren Angaben entnehmen, daß diese nicht einheitlichen F<sub>1</sub>-Arbeiterinnen von homozygoten italienischen Bienen- (P<sub>1</sub>) Königinnen abstammen, so kann ich dem nicht zustimmen. Meine eigenen Zuchterfahrungen haben mir gezeigt, daß scheinbar reinrassige italienische Völker bei genauerer Prüfung (vor allen Dingen genauer Drohnenuntersuchung) heterozygot sein können, und das gleiche scheinen mir auch die Angaben von PEREZ (die einzigen genaueren Variationsuntersuchungen bei Bienen aus der älteren Literatur) über die Variabilität der Drohnen von italienischen Königinnen zu erweisen. In Italien sind überall dunkle Bienenrassen verbreitet (fast häufiger als gelbe), und schon seit dem Altertum ist bekannt, daß daselbst die „echte“ italienische gelbe Rasse immer wieder nur durch einfache Auslese heraus gezüchtet wird, ohne daß eine reinrassige Begattung gewährleistet ist. Man könnte ja auch daran denken, daß auch die *Apis ligustica* etwa so wie die *Oenothera Lamarckiana* nach den neueren Untersuchungen ein komplexheterozygoter Artbastard wäre, was aber nach den einzigen sicheren neueren Bastardversuchen höchst unwahrscheinlich ist. Mir scheint es wenigstens weit aus am wahrscheinlichsten, daß die älteren Angaben alle auf Heterozygotie der P<sub>1</sub>-Mütter zurückzuführen sind.

Damit kommen wir nun zu dem einzigen einwandfreien Bastardversuch bei der Honigbiene, über den NEWELL 1915 vorläufig berichtet hat. Es ist mir unverständlich, wie ROEMER und NACHTSHEIM behaupten können, die veröffentlichten Angaben NEWELLS über Kreuzungsexperimente bei Bienen trügen „zu sehr den Charakter einer vorläufigen Mitteilung, als daß sich ein Werturteil über die Experimente NEWELLS abgeben ließe“. Wenn auch genaue Zahlenangaben fehlen, so hat doch der Verfasser mitgeteilt, wie er die Fehlerquellen bei den Versuchen vermieden hat, und hat vor allen Dingen schon in seiner vorläufigen Mitteilung auch die theoretische Tragweite seiner Versuche für die Verifikation der Mendeltheorie erkannt, also schon zwei Jahre vor ROEMER und NACHTSHEIM. NEWELL hat die Italiener Biene, *Apis ligustica* mit der Krainer, *Apis carnica* gekreuzt, nachdem er seine Rassen vorher mehrere Generationen hindurch auf ihre Reinheit untersucht hat; die Begattung wurde auf einer isolierten Belegstation in der Prairie erzielt. NEWELL hat somit alle Vorsichtsmaßregeln erfüllt, um die Fehlerquellen zu vermeiden<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Die obige Bemerkung von NACHTSHEIM und ROEMER, daß NEWELL keine Darlegung gegeben habe, „wie die Fehlerquellen vermieden worden sind“, ist somit nicht

Die Kreuzung *Apis ligustica* ♀ × *Apis carnica* ♂ ergab in F<sub>1</sub> ausschließlich *ligustica*-Arbeiterinnen. Der *ligustica*-Charakter erwies sich somit als völlig dominant. Wie NEWELL richtig bemerkt „kann die Reinheit einer italienischen Königin nicht durch die Untersuchung ihrer Arbeiterinnen nachgewiesen werden“. In der reziproken Kreuzung war die Dominanz des *ligustica*-Charakters nicht so ganz ausgesprochen. Von der oben erwähnten Vielförmigkeit der F<sub>1</sub>-Arbeiterinnen wird dagegen von NEWELL nichts erwähnt. Reine *Apis ligustica* ♀ (Italiener Königinnen) durch *Apis carnica* ♂ (Krainer Drohnen) gekreuzt, produzierten ausschließlich Italiener Drohnen, umgekehrt *Apis carnica* ♀ × *Apis ligustica* ♂ ausschließlich Krainer Drohnen, also jedesmal die entsprechenden ♂-Haplonten der P<sub>1</sub>-♀ (Bestätigung der DZIERZONSCHEN Theorie). Die heterozygoten F<sub>1</sub>-♀ (Königinnen) lieferten dagegen, und zwar beide reziproken Kreuzungen sowohl bei Rückkreuzung der F<sub>1</sub>-♀ mit Italiener wie mit Krainer Drohnen, echte Krainer und Italiener Drohnen in gleicher Zahl. Zwischenformen fehlten bei den F<sub>1</sub>-Drohnen. Die haploid-parthenogenetischen Nachkommen von F<sub>1</sub>-Königinnen, also die F<sub>1</sub>-Haplonten spalteten also genau, wie die Theorie es verlangt, vollkommen zu gleichen Teilen in die beiden Stammformen auf.

Durch dieses Resultat von NEWELL ist die Frage der Aufspaltung durch die Reduktion für die haploid parthenogenetischen Drohnen im Sinne der Theorie entschieden<sup>1)</sup> und somit auf eine dritte Weise der Beweis erbracht, daß die Reduktion die Aufspaltung bewerkstelltigt.

---

zutreffend. NEWELLS Belegstation in der Prairie, über die er nähere Angaben macht, ist wohl absolut einwandfrei, was man von der von NACHTSHEIM vorgeschlagenen Belegstation im Garten der alten Akademie in München nicht behaupten kann. Ich würde jedenfalls Vererbungsresultaten an Bienen, bei denen die Befruchtung auf dieser Belegstation zur Ausführung gekommen wäre nach meiner Kenntnis der Münchener Lokalverhältnisse sehr skeptisch gegenüber stehen. Denn in allernächster Nähe der Akademie finden sich in München große Gartenquartiere; zudem ist bekannt, daß in Großstädten selbst auf Balkonen Bienen gehalten werden. Um eine unerwünschte Befruchtung auszuschalten, müßte man also erst feststellen, daß im Umkreis von ca. 4 km keine Bienen gehalten werden, was aber in einer Großstadt nicht sehr leicht möglich sein wird.

<sup>1)</sup> Die prinzipielle Frage, dererwegen ich Vererbungsversuche an Bienen begonnen habe, ist durch die Mitteilungen von NEWELL im Sinne meiner Erwartungen erledigt, so daß ich meine Versuche eigentlich einstellen könnte. Doch ergeben sich bei der Biene noch eine Reihe anderer wichtiger und interessanter Vererbungsfragen, die die Weiterführung der Versuche auch nach anderer Richtung lohnend machen.

Es gibt aber noch einen vierten und fünften Weg, die Richtigkeit der Beziehungen zwischen Reduktion und Mendelvererbung zu beweisen. Der eine wäre ein rein negativer und bestünde darin, die diploid-parthenogenetischen Nachkommen eines  $F_1$ -Bastardes zu untersuchen. Hier dürfte im Gegensatz zu den haploid-parthenogenetischen keine Aufspaltung eintreten, sie müßten genotypisch mit den geschlechtlich entstandenen  $F_1$ -Eltern völlig übereinstimmen.

Den fünften Weg schließlich hat CORRENS schon 1902 zur Lösung der Frage eingeschlagen. „Es handelt sich um den experimentellen Nachweis der Eigenschaften aller vier Körner einer Pollentetrade durch den Bastardierungsversuch. Ergibt sich wiederholt, daß alle vier Körner derselben Tetrade die gleiche Anlage besitzen — entweder alle A oder alle a —, so muß die Entscheidung vor der ersten Teilung der Pollenmutterzelle gefallen sein und kann kaum durch eine Teilung zustande gekommen sein; STRASBURGERS (damalige) Annahme wäre dadurch so gut wie bewiesen. Ergibt sich dagegen, daß jede Tetrade beiderlei Körner enthält — solche mit der Anlage A und solche mit den Anlagen a —, so ist sicher, daß die Pollenmutterzelle direkt vor der Teilung noch beiderlei Anlagen besessen haben muß. Stellt sich nun weiter heraus, daß nie mehr als zwei Körner derselben Tetrade eine bestimmte Anlage enthalten, so muß die Spaltung durch eine Kernteilung, und zwar die erste der Pollenmutterzelle, ausgeführt worden sein. Findet man aber, daß auch drei Körner oder gelegentlich einmal vier, dieselbe Anlage besitzen können, so kann die „Spaltung“ entweder durch eine Unterdrückung, wie sie STRASBURGER annimmt, geschehen sein, aber auf einem späteren Stadium, oder durch eine Zellteilung auf einem späteren Stadium: bei der Teilung der Pollenzelle in die vegetative und in die generative. Einen Weg, diese Frage zu entscheiden, sehe ich zurzeit nicht“ (CORRENS 1902 und 1916, S. 19). Leider hat dieser Weg noch nicht zu einem Resultat geführt.

4. Allgemeines. Als das Ergebnis der bisherigen Betrachtungen können wir somit feststellen, daß auf dreierlei verschiedene Weise jetzt experimentell bewiesen ist, daß in der Tat durch die Reduktion die Aufspaltung und Umgruppierung bei der Mendelvererbung bewerkstelligt ist. Es ist merkwürdig, daß die Autoren, denen wir diese Versuche verdanken (PASCHER, BURGEFF und NEWELL) die theoretische Tragweite derselben nicht voll und ganz gewürdigt haben. NEWELL sowie NACHTSHEIM und ROEMER haben zwar darauf hingewiesen, daß Bastardierungsversuche mit haploid-parthenogenetischen

Nachkommen den Grundversuch der Mendelschen Vererbungstheorie darstellen, aber nur insoweit, daß ihnen Bedeutung und Beweiskraft für die Analyse der sogenannten Gameten- (besser Gonen-) beschaffenheit zukomme. Das wesentlichste dieser Versuche scheint mir aber zu sein, daß durch sie nicht nur die theoretisch angenommene Beschaffenheit der Gameten (Gonen) als tatsächlich erwiesen ist, sondern daß dadurch zugleich der Beweis erbracht wird, daß die Reduktionsteilung die Beschaffenheit der Gonen (Gameten) verursacht, wodurch sich wichtige Folgerungen für die Chromosomen ergeben.

Der Grund, daß alle diese Autoren außer CORRENS, der, wie aus seinem obigen Zitat ersichtlich, die Tragweite seines Versuchs voll und ganz erfaßt hat, diese letzte und wichtigste Konsequenz nicht gezogen haben, ist wohl der, daß die Annahme, daß die Reduktion die Aufspaltung und Umgruppierung bewirke, von ihnen als selbstverständliche Voraussetzung angenommen wurde<sup>1)</sup>). Daß das aber nicht der Fall war, daß vielmehr in dieser Annahme bisher eine ganze Reihe hypothetischer Glieder steckte, das haben HAECKER und andere des öfteren betont. Erst nach den jetzt vorliegenden Versuchsresultaten kann darüber kein Zweifel bestehen, zumal nach dem Versuch mit dem reinen Haplonten *Chlamydomonas* und PASCHERS schöner direkter Beobachtung der Aufspaltung und Umgruppierung. Ist aber die Reduktion als der Mechanismus erwiesen, der die Aufspaltung bewirkt, so haben wir darin zugleich einen experimentellen Beweis dafür zu erblicken „daß die Chromosomen die Träger der vererbaren, zum mindesten der Mendelschen Eigenschaften sind“ (HARTMANN 1912). Denn was die Reduktionsteilung von sämtlichen Teilungen unterscheidet, ist ja nur der Umstand, daß ganze Chromosomengarnituren verteilt werden. Da nun experimentell bewiesen ist, daß durch andere Zellteilungen oder sonstige zelluläre Vorgänge die Aufspaltung und Umgruppierung der Eigenschaften bei der Bastardierung nicht zustande kommen, daß sie vielmehr in allen Fällen durch die Reduktion bewerkstelligt wird, so sind damit auch die Chromosomen als Träger der Anlagen erwiesen.

Alle bisherigen biologischen Versuche, die Chromosomen als die Träger der Erbanlagen darzutun, haben bekanntlich bis jetzt keine

---

<sup>1)</sup> Nur ARMBRUSTER hat die hypothetische Grundlage dieser Annahme teilweise betont und dementsprechend die Bedeutung des Vererbungsversuches mit haploid-parthenogenetischen Formen für die Reduktion wenigstens angedeutet, wenn auch nicht klar hervorgehoben.

absolut zwingende Beweise erbringen können. Weder die Merogonieversuche BOVERIS an Echinodermen, noch die schönen Versuche von BALTZER und HERBST an Echinidenbastarden haben bisher die Frage nach der Lokalisation der Erbanlagen in den Chromosomen ganz zur Entscheidung bringen können. Den Versuchen von BALTZER und HERBST kann nur ein großer Wahrscheinlichkeitsbeweis zugesprochen werden, da das Wichtigste und Entscheidendste im Vererbungsversuch, die Analyse der Nachkommen, ja leider bei den Echiniden nicht durchgeführt werden konnte. Aus dem gleichen Grunde kommt sogar den berühmten, glänzenden Versuchen BOVERIS, die die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen erweisen, in dieser Hinsicht nur eine (allerdings sehr große) Wahrscheinlichkeit, nicht absolut zwingende Entscheidung zu. Erst die oben mitgeteilten Versuchsergebnisse scheinen mir diese Wahrscheinlichkeit zur Gewißheit zu erheben, und jede weitere Bastardanalyse von Haplonten mit anderer Entwicklung wird eine weitere Verifikation dieses Schlusses bedeuten<sup>1)</sup>.

Aber auch für die Lösung rein vererbungsphysiologischer Fragen kommt der Vererbungsanalyse bei Haplonten eine wichtige Bedeutung zu. Bietet doch die Erbanalyse von  $F_1$ - und  $F_2$ -Haplonten einen viel sichereren und leichteren Weg, um kompliziertere Verhältnisse aufzuklären zu können. Da die nachträgliche Kombination durch die Vereinigung zweier Gameten in Wegfall kommt, so wird dadurch eine viel größere Zahl von homozygotischen Kombinationen und Aufspaltungen bei diesen  $F_1$ -Haplonten erzielt, als wir sie bei den  $F_2$ -Diplonten antreffen können. BURGEFF hat berechnet, daß die Zahl der in den  $F_1$ -Haplonten wieder auftretenden elterngleichen Aufspaltungen „2“mal so groß ist, als die der bei den Diploiden in  $F_2$  erscheinenden elterngleichen Homozygoten, wenn n die Zahl der bei den Eltern verschiedenen Gene bedeutet“. Bei  $n = 2$  Genen wären die Differenzen von haploid zu diploid wie 2 : 8, bei  $n = 5$  wie 16 : 115, bei  $n = 10$  wie 512 : 524 288. Auch ARMMASTER, ROEMER und NACHTSHEIM haben auf diese Vorteile hin-

---

<sup>1)</sup> Es gibt noch einen Weg, auf dem sich die Erbträgernatur der Chromosomen eventuell direkt beweisen lassen wird, nämlich durch Vereinigung von Bastardierungsversuchen und direkter zytologischer Untersuchung in der Weise, daß die Bastardanalyse zweier Rassen durchgeführt wird, die sich durch ihre Chromosomenzahl (z. B. univalente und bivalente oder hypo- resp. hyperdiploide Chromosomenzahlen) unterscheiden. SEILER (1917) hat diesen Weg bereits mit Erfolg eingeschlagen. Auch ich habe hierüber Versuche eingeleitet, die aber durch den Krieg unterbrochen wurden. Ich hoffe sie aber später wieder aufnehmen und zu Ende führen zu können.

gewiesen. Diese eben erörterten Verhältnisse werden es daher auch viel eher ermöglichen, die neuerdings aufgetauchten Fragen der sogenannten „Reinheit der Gameten“, der Faktorenkoppelung und des Faktorenaustausches eher und sicherer zur Entscheidung bringen zu können. Doch will ich auf diese Fragen heute nicht näher eingehen und mich mit dieser Andeutung begnügen. ARMBRUSTER hat ferner auch schon darauf hingewiesen (1917, S. 327), daß man schon allein durch die Analyse haploid-parthenogenetischer Nachkommen einer Bienen- oder Hummelkönigin ohne experimentelle Bastardierung die genetische Beschaffenheit derselben aufklären kann.

Schließlich sei noch ein Punkt hervorgehoben. Genotypische Veränderungen, seien es experimentell hervorgerufene oder spontan auftretende, werden bei Haplonten viel leichter festzustellen sein als bei Diplonten, gleichgültig ob letztere homozygot oder heterozygot sind. Denn dadurch, daß die Anlagegarnitur nur einmal vorhanden ist, fällt die Schwierigkeit hinweg, daß die Mutation, falls sie nur bei einer Garnitur auftritt, durch die Dominanz der zweiten Garnitur verdeckt wird.

5. Terminologisches. Zum Schluß sei nochmals zusammenfassend auf die Nomenklatur der Mendelschen Vererbungserscheinungen zurückgekommen. Wie bekannt unterscheidet man in der Vererbungslehre Stamm- oder Paternalgenerationen (P-Generationen) Tochter- oder Filialgenerationen ( $F_1$ -,  $F_2$ - usw. Generationen). Bei sich nur geschlechtlich fortpflanzenden diploiden Tieren und höheren Pflanzen, mit denen bis vor kurzem allein gearbeitet wurde, fällt dabei die fortpflanzungsbiologische Generation mit der vererbungsbiologischen Generation völlig zusammen. Wie wir aber bei der Besprechung der haploiden Vererbungserscheinungen gesehen haben, trifft das bei diesen nicht zu. Bei reinen Haplonten, wie *Chlamydomonas*, verhält sich nur die Zygote, als einzige Zelle der Diplophase, wie die  $F_1$ -Generation eines diploiden Organismus. Die eigentlichen, die „Artmerkmale“ aufweisenden Individuen der  $F_1$ -Generation sind Haplonten und entsprechen als solche den Gameten von diploiden  $F_1$ -Organismen. Bei Formen mit antithetischem Generationswechsel bildet auch die Diplophase fortpflanzungsbiologisch eine typische Generation, so daß die vererbungsbiologische  $F_1$ -Generation sich aus zwei fortpflanzungsbiologischen Generationen zusammensetzt, wie oben eingehend ausgeführt wurde, und dasselbe ist auch bei diploiden Organismen der Fall, sowie sie daneben haploid-parthenogenetische Gene-

rationen aufweisen ( $\sigma$  bei den Bienen). Auch hier mußten wir, um die vererbungsbiologischen Erscheinungen richtig homologisieren zu können, die parthenogenetisch entstandenen Drohnen mit ihrer Mutter-generation nur als eine vererbungsbiologische Generation rechnen. Wir stoßen somit auf die Schwierigkeit, daß in der Fortpflanzungslehre und in der Vererbungslehre der Begriff „Generation“ ganz verschiedenes bedeutet. In letzterem Sinne umfaßt eine Generation sämtliche ungeschlechtliche wie die Geschlechtsgeneration von einer Befruchtung (Zygotenbildung) bis zur andern, gleichgültig, ob es sich dabei um homologen oder antithetischen Generationswechsel handelt (HARTMANN 1914). In ersterem Falle, bei homologem Generationswechsel, haben wir eine einheitliche vererbungsbiologische Generation, in letzterem, antithetischem Generationswechsel, zerfällt sie stets in zwei Etappen, in eine Diplophase, den Diplonten und in eine Haplophase, den oder die Haplonten, welch letztere vererbungstheoretisch den Gameten oder Gonen (Gonocyten) entsprechen. Da man jedoch bei den Generationen der Vererbungslehre immer die Zusätze P-, F<sub>1</sub>-, F<sub>2</sub>- usw. Generationen gebraucht, so steht der verschiedenen Anwendung des Begriffes „Generation“ in der Vererbungs- und Fortpflanzungsbiologie kein Hindernis im Wege, zumal man in der Vererbungslehre meistens nur von P<sub>1</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> usw. spricht, das Wort „Generation“ also vollkommen wegläßt. Es erschien nur notwendig, den verschiedenen Wert des Begriffes „Generation“ einmal scharf herauszukehren, um sich bei der Anwendung desselben dieser Unterschiede bewußt zu sein.

Wie schon mehrmals bemerkt, entsprechen die haploiden Phasen oder Haplonten, wie wir sie meistens nannten, den Gameten bei diploiden Individuen oder Diplonten. Ja BURGEFF hat, wie erwähnt, die Gametophyten oder Haplonten von *Phycomyces* direkt „Gameten“ genannt, eine Benennung, die natürlich alles auf den Kopf stellt und daher unbedingt abzulehnen ist. Mir scheint es sogar jetzt, nachdem wir auch Vererbungsversuche an Haploden kennen, dringend geboten, den Begriff „Gamet“, wie er in der Vererbungslehre verwendet wird, völlig fallen zu lassen und dafür die umfassenderen und, sowohl fort- pflanzungs- wie vererbungsbiologisch, auf alle Fälle anwendbaren LOTSYS- chen Namen Gonen oder Gonocyten zu benutzen, wodurch die vier haploiden, durch die Reduktionsteilungen gebildeten Zellen bezeichnet werden. Geschieht doch die Reduktion und Aufspaltung bei allen Haplonten und Diplohaplonten nicht wie bei reinen Diplonten bei der Gametenbildung, sondern bei der sogenannten Sporenbildung, die eben

deshalb von RENNER auch Gonosporen genannt werden<sup>1)</sup>). Auch der Ausdruck „personifizierter Gamet“, den wenigstens mit mehr Begründung BURGEFF gelegentlich und vor allem ARMBRUSTER, ROEMER und NACHTSHEIM für Haplonten angewendet haben, wird besser durch „personifizierten Gonocyt“ ersetzt, oder am allerbesten einfach die Namen haploide Phase oder Haplonten dafür benutzt, die in unzweideutiger Weise bezeichnen, was gemeint ist.

ARMBRUSTER hat nun für die Vererbungsweise bei Haploiden den Namen azygote Vererbung (azygote Individuen) vorgeschlagen, um damit auszudrücken, daß die haploid-parthenogenetischen Männchen der Hymenopteren weder homozygotisch noch heterozygotisch im bisherigen Sinne sind, da ja die Anlagen nur einmal vorliegen. Dieser Name ist ja gewiß ganz bezeichnend und mag ja neben haploider Vererbung verwendet werden. Aber abgesehen davon, daß der Begriff azygot in der Fortpflanzungslehre bereits gebraucht wird, nämlich für die Cystozygotenbildung bei zygomyceten Pilzen ohne Kopulation, halte ich denselben für überflüssig, da sich azygote Individuen und azygote Vererbung immer decken werden mit haploiden Individuen oder Haplonten und haploider Vererbung. Auch führt er insofern zu Widersprüchen, als bei reinen Haplonten, wie *Chlamydomonas*, die mit diesem Begriff gekennzeichneten Individuen ja direkt eben aus der Zygote gebildete Haplonten sind. Man müßte also den Begriff wieder auf die parthenogenetischen Haploiden beschränken. Durch haploide Vererbungsweise bei Haplonten werden die Erscheinungen viel umfassender und treffender bezeichnet und man kann dann sehr bequem reine Haplonten, Diplohaplonten und parthenogenetische Haplonten unterscheiden. ARMBRUSTER meint zwar: „die eigentlich chromosomengeschichtlichen Begriffe haploid und diploid werden sich zwar — auch nach meinem zytologischen Standpunkt — in den meisten Fällen decken mit azygot und zygot, aber nicht notwendigerweise, zumal nicht bei den Hymenopteren, bei denen das bloße Zählen der Chromosomen bereits nicht geringe Überraschungen gebracht hat und zweifelsohne noch bringen wird. Außerdem legt man sich mit diesen Begriffen prinzipiell zu sehr auf stofflichmorphologische, zu sehr auf mechanistische Vorstellungen über den Begriff Gen fest: Eine reine Scheidung zwischen 1. der fortpflanzungsbiologischen, 2. der morpho-

---

<sup>1)</sup> In der Vererbungsliteratur wird vielfach statt „Gameten“ auch der Ausdruck „Keimzellen“ gebracht. Derselbe ist ganz indifferent und unbezeichnend, können doch „Keimzellen“ sowohl Gameten als auch Agameten und Gonosporen sein.

logisch-zytologischen (chromosomengeschichtlichen) und 3. der eigentlich vererbungsphysiologischen (genetischen, zygotischen) Terminologie erscheint mir dringend nötig“ (S. 319). Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschließen. Da die Vererbung vollkommen auf der Fortpflanzung beruht, ist eine genetische Terminologie ohne alle Berücksichtigung der Fortpflanzungsbiologie und Zytologie überhaupt nicht möglich, auch müssen sich die chromosomengeschichtlichen Begriffe haploid und diploid nicht nur in den meisten Fällen, sondern notwendigerweise immer mit azygot und zygot decken. Gibt es doch gar kein anderes Charakteristikum für den Begriff „azygot“, als eben die reduzierte Chromosomenzahl oder die einfache Anlagegarnitur. Dieselbe kann entweder zytologisch oder durch das Vererbungsexperiment klargestellt werden, und ich habe schon 1912 darauf hingewiesen, daß in strittigen Fällen, wo durch zytologische Untersuchungen die Reduktionsfrage nicht gelöst werden kann, unter Umständen durch Heranziehung des Vererbungsversuchs die Entscheidung sich treffen ließe. Die Schwierigkeiten des Chromosomenzählens bei Hymenopteren, die ARMBRUSTER zu seinem Standpunkt in dieser Frage veranlaßt haben, treffen nicht die Begriffe haploid und diploid, die als nicht reduzierte und reduzierte Chromosomenzahl streng festgelegt sind, sondern beruhen auf Verdoppelungen der Chromosomenzahlen, die mit der Reduktion gar nichts zu tun haben und die man einfach mit den Namen univalente, bivalente und plurivalente Chromosomen begrifflich scharf davon unterscheiden kann und muß. Da gerade nach den oben mitgeteilten Versuchen der innige Zusammenhang zwischen den Vererbungserscheinungen und der Fortpflanzungsbiologie und Zytologie so klar bewiesen ist, erscheint mir eine Nomenklatur den Vorzug zu verdienen, die in unzweideutiger, prägnanter Weise alle Erscheinungen dieser drei biologischen Gebiete zugleich bezeichnet.

Mit denselben Begriffen „Haploid“ und „Diploid“ läßt sich auch, wie schon oben ausgeführt, die jetzt notwendige Unterscheidung der Kombinationen in der Diplo- oder Haplophase scharf und treffend bezeichnen. Die bisher allein bekannten Kombinationen bei  $F_2$ -Diploiden sind Diplokombinationen, die sich von den neuen einfachen Haplokombinationen bei  $F_1$ -Haplonten dadurch unterscheiden, daß sie entweder durch Kombination zweier reiner Aufspaltungen oder durch Kombination zweier Haplokombinationen bestehen. Bei den Haplokombinationen kann man dann wiederum parthenogenetische oder azygote und amphimiktische oder zygote Kombinationen je nach

ihrer Entstehung unterscheiden. Der von PASCHER vorgeschlagene Name „Haplomikt“ statt „Haplokombination“ ist, wie oben schon ausgeführt, somit überflüssig.

### Literaturverzeichnis.

ARMBRUSTER, NACHTSHEIM, ROEMER, 1917. Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. *Experimentum crucis theoriae mendelianae*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgschl. V, 17.

BALTZER, F., 1910. Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforsch. V, 5.

BOVERI, TH., 1889. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Ges. Morph. Physiol. München, V, 5.

— 1907. Zellenstudien VI.

BURGEFF, H., 1915. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze, I und II. Flora V, 107 und 108.

CORRENS, C., 1913. Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung (bei Pflanzen). Handwörterb. d. Naturwissensch. V, 4.

— 1916. Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl. V, 36.

HAECKER, V., 1911. Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig.

HARTMANN, M., 1909. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. Protistk. V, 14.

— 1912. Vererbungsstudien. I. Zool. Jahrb. Suppl. 15, V, 3.

— 1914. Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges.

HENKING, H., 1892. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, III. Z. wiss. Zool. V, 54.

HERBST, C., 1912—1914. Vererbungsstudien VII—X. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. V, 34 und 39.

NEWELL, W., 1915. Inheritance in the honey bee. Science N. S. V, 41.

PASCHER, A., 1916. Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen, *Chlamydomonas*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. V, 34.

PEREZ, M. J., 1878. Sur la Ponte de l'Abeille-reine et la theorie de DZIERZON. Bull. Soc. apiculture Gironde Nr. 12.

RENNER, O., 1916. Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Centralbl. V, 36.

SEILER, J., 1917. Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, Nr. 2.

WINKLER, H., 1908. Über Apogamie und Parthenogenese im Pflanzenreiche. Progr. Rei. Botan. V, 2.

# **Versteckte Erbfaktoren der Albinos für Färbung beim Russenkaninchen**

**im Soma dargestellt  
und rein somatisch zur Wirkung gebracht.**

Von Dr. med. **Walther Schultz**, Kinderarzt, Graudenz, Westpr.

(Eingegangen am 10. Dezember 1917.)

Mit dem Russen- oder Himalajakaninchen (Fig. 1) habe ich die erste willkürliche Pigmentierung weißen Haares erhalten. Damit brachte ich zugleich seine bis dahin nur durch Kreuzung erkennbaren versteckten Erbanlagen rein somatisch zur Wirkung und wies sie rein somatisch im voll entwickelten Tiere nach. Die Anlagen sind auch als latente oder kryptomere Erbfaktoren oder Gene bezeichnet.

Es handelte sich insbesondere um die Anlage für Ausbreitung der Farbe, ferner um die Anlage für einen eigentümlichen Grad der Farbstoffbildung und für Entwicklung Ganzschwarzer.

Zugleich wurden auch fast alle Färbungsanlagen, welche ganz farblose Albinos kryptomer vererben, rein somatisch im weißen Fell als Farbmuster in dem natürlichen Farbstoff zur Erscheinung gebracht.

Die Erbfaktorentheorie stammt von Haacke. Nach Mendels Wiederentdeckung wurde sie von Cuenot mit Mendels großen Gesetzen verknüpft. Es wurden aber schon von Haacke dieselben Struktur-eigentümlichkeiten Farbloser als bestimmender Faktor für die Zeichnungen erkannt, für welche später Mudge durch Mendel-Versuche dies noch wahrscheinlicher machte.

An im Grunde gleichen Eigenschaften der Haut zeigen jetzt meine Versuche, daß es versteckte Erbanlagen der Albinos für bestimmte Färbungen sind, indem ich rein somatisch die Färbungen, welche diese Eigenschaften implizit determinieren (W. Roux) mit ihrer Hilfe erzeuge. Regenerationsforscher können meine Versuchsergebnisse viel-

fältig für ihre Begriffe benutzen, denn bei entsprechender Betrachtung stellen sie atypische Regenerate, Allomorphosen, Heteromorphosen dar, beim Eingehen auf die Stammesgeschichte der Rasse ergeben sie atavistische, tatsächlich erweisbare Stammform-Regenerate, bei Berücksichtigung des zart grauen Haarspitzen schimmers, welchen das erste Haarkleid der Jungen trägt, ergeben sie eine Jugendform oder neotenische Regeneration. Auch als Superregenerationen können sie aufgefaßt werden (vergl. Barfurth, Tornier).

Die Versuche zeigten im Russen auch Anlagen für Tigerkaninchen und Apfelschimmelkaninchen, also für mögliche Zukunftszüchtungen.



Fig. 1. Regelrechtes  
Russenkaninchen.

Solche neuen Muster können in der Zukunft als neue Mendel-Zusammenstellungen der vorhandenen Erbinheiten auftreten. Aber es werden solche Neuerscheinungen auch als Mutationen ausgetragen.

Möglich, daß der erste getigerte Hund eine Mutation war, wahrscheinlich, daß die Meisten die Entstehung des Schimmels, der ja das Apfelschimmel-muster durchläuft, auf Mutation zurückführen, weil albinoähnliche Formen sehr oft als Mutation ausgegeben werden.

Die entwicklungsmechanischen Versuche würden dann nicht nur die versteckten Erbanlagen, sondern auch die Mutationsanlagen somatisch darstellen. Es würde sich eine Parallelie zwischen der Keimanlage und Somaanlage des gleichen Lebewesens auch für die Mutationen ergeben.

## Darstellung der kryptomeren Erbfaktoren des Russen-kaninchens in seinem Soma.

Die ersten 64 Versuche dieser Versuchsreihe sind niedergelegt im Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen Bd. 41 und 42.

Mein Tier wird als weißes, rotäugiges zu den Albinos gerechnet. An Nase, Schwanz, Ohren, Füßen, Augenflecken, Geschlechtsteilen und manchmal am Kinn zeigt es Schwarz.

Niemand wußte bisher, daß dieses Tier die Anlage für schwarzes Haar anstelle seines weißen in seinem vollentwickelten Körperzustand besitzt.

Viel erforscht waren aber seine Erbanlagen.

Die Erforschung der Erbanlagen des Russenkaninchens verdanken wir Castle, Hurst, Punnet, Häcker und Kuttner. Ich verweise auf das Sammelwerk von Lang, dessen Bezeichnungen ich anführe.

Die Ergebnisse werden noch nicht ganz einheitlich aufgefaßt; daher ist es genügend hier auf die Hauptpunkte einzugehen:

Erstens: Durch Kreuzung des Russenkaninchens wurde als unsichtbare Erbanlage gefunden die Anlage für Ausbreitung der Farbe über den ganzen Körper. Langs H.

Zweitens: Durch Kreuzung wurde eine eigenartige Farbstoffbildungsanlage gefunden, Langs C<sup>2</sup>, welche kleiner ist als das C der farbäugigen Tiere und größer als das c der gewöhnlichen Albinos.

Drittens: Durch Kreuzung wurde die Anlage für Schwarz, Langs M gefunden, derart, daß in erster Reihe sich eine Anlage für Ganzschwarze in Russenkaninchen ergab.

Durch meine Versuche sind nun in folgender Weise diese unsichtbaren Erbanlagen auch als unsichtbare Körperanlagen rein somatisch erwiesen. Ich halte dies für einen grundsätzlichen Fortschritt.

### I. Anlage H.

Die wesentlichste der gefundenen unsichtbaren Erbanlagen des Russen ist die für Ganzfärbung. Man ahnt nicht, daß das erwachsene Tier noch die Fähigkeit besitzt seinen ganz weißhaarigen Körper mit farbigem Haar zu bedecken.

Dies habe ich nun als meinen Hauptbefund erhoben: Auf dem Rücken und der Oberseite des Kopfes und auf den Seiten habe ich schon in den früheren Versuchen die versteckte Farbanlage gezeigt, indem auf großen Rasur- oder Kahlzupfungstellen sich hier farbiges Haar an Stelle des weißen bildete (Fig. 2).

Ein besonders zum Weiß neigender Körperteil ist der Bauch. In einem neuen Versuch konnte ich auch auf ihm Farbanlage nachweisen.

#### **Versuch 65 Februar 1916 (Fig. 3).**

Ausgewachsenem Russenkaninchen wird die ganze Bauchfläche enthaart. Das Tier wird in einem Käfig mit weitmaschigem Drahtnetzboden in hellem, winterkaltem Zimmer bei Frost gehalten.

Nach 14 Tagen haben sich auf dem Bauche, etwa in der Mitte der Körperlänge schwarze Haarfleckchen entwickelt.

Ich meine, daß es die Stellen waren, welche am häufigsten gegen die äußeren Reize, Kälte und Licht trotz der zusammengekauerten Stellung des Tieres ungeschützt blieben. In gewöhnlichen Käfigen wächst ja nach der Versuchsreihe 44 das ausgezupfte Bauchhaar weiß nach, weil der Bauch geschützt ist.

Unbedingt habe ich also beim Russenkaninchen im entwickelten Körper die unsichtbare Anlage für Ausbreitung der Färbung dargestellt. Ja, auch die unsichtbare Körperanlage für Ganzfärbung ist so gut wie erwiesen.

## II. Anlage C<sup>2</sup>.

Die oben geschilderte eigentlich abgestufte Erbanlage für Farbstoffbildung, C<sup>2</sup> nach Lang, welche größer ist als bei gewöhnlichen Albinos und kleiner als bei dunkeläugigen Farbentieren, kann man dem entwickelten Tiere ebensowenig ohne weiteres ansehen wie seine versteckte Anlage H. Das Tier sieht ja wie ein „Scheck“ mit der Anlage C aus.

Entwicklungsmechanisch kann ich aber C<sup>2</sup> im entwickelten Körper sehr schön in folgender Weise darstellen: Ich erzeuge zunächst auf dem Rücken eines farbigen, dunkeläugigen Tieres ein Enthaarungsfeld von etwa  $6 \times 8$  qcm durch völliges Kahlzupfen bis zum Rande. Nach 14 Tagen wächst alles farbig nach. Es ist die Anlage C vorhanden.

Ich mache dasselbe mit einem gewöhnlichen weißen, rotäugigen Albino. Es wächst alles weiß. Es ist die Anlage c vorhanden.

Mache ich aber genau dasselbe mit meinen Russenkaninchen, so wächst das Haar teils farbig, teils weiß. Farbig wächst es soweit als äußere Reize auf dem Enthaarungsfelde stark wirken konnten. Weiß aber wächst es soweit als die Randbezirke durch das stehen gebliebene lange Randhaar vor den äußeren Reizen geschützt waren. Das Russenkaninchen hat also ein Mittelding von Farbanlage zwischen C und c, wir können es ebenso wie Lang als C<sup>2</sup> bezeichnen (Fig. 4).

### Versuch 66 Juli 1917.

Einem ausgewachsenen männlichen Russenkaninchen zupfte ich eine Fläche von  $8 \times 10$  qcm auf dem Rücken kahl. Das Tier wurde in dunklem Stall gehalten. Die Temperatur war sehr warm.

Es zeigte sich im Gegensatz zu meinen vielen früheren Versuchen keine Hautreizung. Die vom Randhaar bedeckten Teile der Kahlzupfung und die freiliegenden blieben ganz gleich, während in den gewöhnlichen Versuchen der Unterschied der geröteten schuppenden, anscheinend

etwas geschwollenen freiliegenden Hautteile zu den unverändert bleibenden Randteilen schon vor der Haarentwicklung so deutlich war, daß man einigermaßen voraussagen konnte, in welcher Ausdehnung schwarzes Haar wachsen werde.

Nach 14 Tagen wuchs denn auch in diesem Falle überall nur rein weißes Haar.

Dies war unter mehr als 100 Versuchen der erste, bei dem auf einer großen Kahlzupfung kein Farbstoff entstand. Ich erkläre es mir so, daß zu dieser Jahreszeit kein genügender Reizzustand der Haut entstand, weil es zu warm war.



Fig. 2.  
Zusammenstellung der bis-  
her erhaltenen Schwärzung  
von oben.



Fig. 3.  
Bauch schwarz  
(Versuch 65).

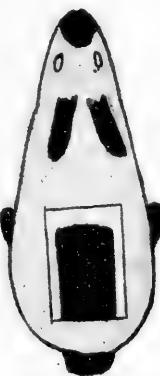


Fig. 4.  
Farbenverteilung auf einer  
Kahlzupfungsstelle.

### III. Anlage M.

Die Farbe, welche das Russenkaninchen bei Anpaarung mit Farbäugigen aus eigener Anlage heraus dem Vererbungsforscher lieferte waren die „Ganzschwarzen“.

Es bleibe dahingestellt, ob in diesem Punkt die Vererbungsforschung schon das letzte Wort sprach.

Auf jeden Fall stellen aber meine Versuche dasselbe Verhalten rein somatisch dar. Auch mir gelingt es jedenfalls in erster Linie und am leichtesten das Russenkaninchen in ein ganz schwarzes zu verwandeln.

Schon aus meinen früheren Arbeiten konnte ich das Gestaltungs-wirken der Erbanlagen im Soma entnehmen, nirgends aber schöner als hier.

Genau wie im Kreuzungsversuch nach Einführung einer Farbstoffverstärkung C von außerhalb durch die Erbanlagen der Russen „ganzschwarzes“ Soma in einem späteren Zeitpunkt entstand, genau so entsteht in meinen entwicklungsmechanischen Versuchen nach Farbstoffverstärkung infolge Einführung von außerhalb liegenden Einflüssen „ganzschwarzes“ Soma durch die entwicklungsmechanischen Anlagen rein somatisch in einem späteren Zeitpunkt.

Der Unterschied ist nur, daß das spätere „ganzschwarze“ Soma im ersten Fall sozusagen durch einen Riß getrennt war.

Ich darf behaupten:

Wir können alle Erbanlagen, auch die unsichtbaren unter Zuhilfenahme der Entwicklungsmechanik im Soma erkennen.

Wir können aus dem Soma die Mendelsche Erbformel in jedem Fall entnehmen.

### **Rein somatische Darstellung der latenten Färbungs-erbfaktoren der Albinos.**

Die ganz farblosen Albinos besitzen „latente Erbfaktoren“ für Färbung (Haacke), d. h. sie besitzen Erbanlagen, welche bei Anpaarung mit dunkeläugigen Tieren die bestimmten Färbungen der farbigen Albinovorfahren in der Nachkommenschaft erzeugen und damit vererben.

Das Wirken dieser versteckten Färbungserbanlagen der weißen Rotaugen zeigen meine Versuche rein somatisch. Wiederum wird das Gestaltungswirken der Erbanlagen im Körper dargestellt.

Mein Russenkaninchen wird von den Forschern allgemein als Albino bezeichnet und ich kann die Anlagen für die wesentlichen Grundzüge der Tierfärbungen bei ihm im weißen Albinofelle nachweisen, nicht nur die besonderen für das Russenkaninchen erwiesenen „kryptomeren Gene“, welche ich im vorigen Abschnitt schilderte (Fig. 13—15).

Verschiedenheiten, die bei gleichen äußeren Einflüssen entstehen zeigen die Anlagen des Körpers.

Von der Farbe erhielt ich Schwarz, wo die äußeren Reize am stärksten wirkten, Braun — Gelb — Rot, wo sie schwächer wirkten. Grau erhielt ich deutlich am Haare selbst. Blau schimmerte durch die Haut das sich eben entwickelnde Schwarz (trübes Medium der oberflächlichen Hautschichten).

Haarberingung, auch Sprenkelung genannt, trat von selbst am Rande einiger Kahlzupfungen, auf einer bestimmten Verdünnungsstufe des Schwarz auf.

Apfelschimmelmuster trat von selbst, anscheinend unter Kälteinfluß entsprechend dem blauen Venennetze frierender Haut auf (Fig. 5).

Tiger- und Zebramuster trat von selbst auf durch verteilende Wirkung der Hautfalten, welche äußere Reize stellenweise unwirksam machten (Fig. 6).

Rückendunkel — Bauchhell trat bei gewöhnlicher Haltung auf, weil dann der Bauch gegen die äußeren Reize geschützt ist.

Von Scheckenmustern fand ich verschiedene Grundzüge von selbst auftretend. Man kann sie an den deutschen Riesenschecken jetzt überall kennen lernen:

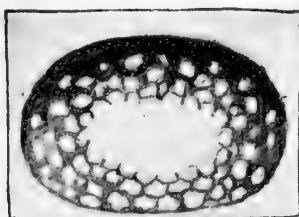


Fig. 5. Apfelschimmelmuster.



Fig. 6. Tigerung.

Aalstrich entstand über der Wirbelsäule magerer Tiere, ebenda auch Einzelflecken, Ketten oder Perlenreihen durch die Wirkung der Wirbeldornfortsätze (Fig. 7).

Ein neuer Bestandteil dieses Scheckenmusters erschien in folgendem neuen Versuch „von selbst“, nämlich ein schwarzer Fleck, der sowohl über Handwurzel wie Ferse zu finden ist, und den ich Hackenfleck nenne.

#### **Versuch 67 Februar 1916.**

Ausgewachsenen Russenkaninchen wird das ganze rechte Vorderbein enthaart. Als nach 14 Tagen das Haar wieder wächst, zeigt sich, daß erstens die schwarzen Abzeichen, welche handschuhartig den Vorderfuß bedecken, sich gegen die Fußwurzel hin vergrößerten und daß ferner auch auf der Schulter Schwarz aufgetreten ist, hier allerdings nur schwach.

Besonders wichtig ist aber zweitens, daß über dem Hacken (Handwurzel) in dem regelrechterweise vollkommen farblosen Gebiet ein

gesonderter schwarzer Fleck entstanden ist, der vollständig dem Hackenfleck der Scheckenkaninchen entspricht (Fig. 8).

Bisher konnte man nur durch Anpaarung mit dunkeläugigen Farbenkaninchen züchterisch die Anlagen besonderer Färbungen im Albino darstellen. Jetzt können wir auch ohne Anpaarung, rein somatisch diese Färbungsanlagen als tatsächliche mit der Natur völlig übereinstimmende Färbungen darstellen.

Bisher konnte man denken, daß für die kryptomeren Erbfaktoren nur in den Keimzellen irgend eine, z. B. chemische Anlage ruhe, die ohne Hinzutreten eines auslösenden Erbfaktors durch Kreuzung nicht an der somatischen Entwicklung teilnehme.

Für unseren Fall erweist sich das als falsch.

Wir können zum Teil das Wesen der im Soma entwickelten versteckten Eigenschaften, welche im Albino die natürlichen Färbungen erzeugen, näher erkennen. Der folgende Versuch spricht etwa für enge ursächliche Verknüpfung der Tigerzeichnung und Faltenbildung. Über das tiefere Wesen der Tigerung und aller Wellenbewegung im Lebenden will ich später Mutmaßungen äußern.

#### Versuch 68 März 1916.

Ausgewachsenem Russenkaninchen wird die ganze Außenseite seines Hinterschenkels in gleicher Weise wie im Versuch 48 enthaart, jenem Versuch, der das vorzüglichste Tigermuster ergab.

In diesem neuen Falle aber fiel mir sogleich nach der Enthaarung auf, daß die Falten nur wenig ausgeprägt waren. Vielleicht war ein schlechterer Ernährungszustand schuld. Als nach 14 Tagen das Schwarz entwickelt war, zeigte sich ausgedehnte Schwärzung, aber nur schwach angedeutete Tigerung.

Wir wollen uns erinnern, daß auch die natürliche Tigerung sehr veränderlich ist, daß sogar Zebras auf beiden Seiten ungleich sind. Versuch 69 betraf ein Weibchen, Versuch 48 ein Männchen. Es ist nicht unmöglich, daß die verschiedene Hautdicke, Hauthärte, Haarwurzeltiefe der Geschlechter solche Färbungen zu zweitreibigen Geschlechtszeichen machen.



Fig. 7.  
Aalstrich,  
Kettenpunkte,  
Kreuzfleck.

Versuch 68 zeigt, daß man gelegentlich dem Albino schon vor dem entwicklungsmechanischen Versuch seine Färbungsanlagen ansehen kann, ebenso wie schon Haacke weißen Ratten ihre Färbungsanlage bereits vor dem Kreuzungsversuch ansah. Wenn aber auch nicht jedesmal ohne weiteres die versteckte Anlage im Bau des Soma sichtbar ist, so dürfen wir doch schließen, daß jede versteckte Anlage ebenso wie jedes andere Mendelsche Gen im Soma ausgeprägt ist, wenn es auch oft nur mit schwierigen anatomischen und chemischen Mitteln erkennbar ist.

Für den Albinofall dürfen wir sagen:

Die Anlage für die Färbungen und Farbmuster, welche von den Albinos versteckt vererbt werden, wird als eine besondere Eigenschaft des entwickelten Körpers mitentwickelt.

Bei einem rotäugigen, schwarzohrigen Meerschwein konnte ich nicht mehr wie beim Russen entwicklungsmechanisch die Farbmusteranlage mit der Farbstoffbildungsanlage, welch letztere wie beim Russen noch im Soma sichtbar ist, in Verbindung bringen.

Es gibt da viele trippelnde Mutationen bis zum rein weißen Albino.

Gleichkörperig getrennt verbindbare Anlagen (Russe).

Gleichkörperig getrennt unverbindbare Anlagen (schwarzohrige Meerschweine und Ratte).

Verschiedenkörperig getrennte Anlagen (weiße Maus, rein weiße Kaninchen).



Fig. 8.  
Hackenfleck (Versuch 67), als Färbungen bei Russenkaninchen erhalten.

## Die Entwicklungsmechanik sagt die züchterischen und stammesgeschichtlichen Entwicklungsmöglichkeiten einer Art voraus durch Darstellung der inneren Anlagen des Somas.

Der erste Abschnitt zeigte für das Russenkaninchen die Möglichkeit die züchterischen Ergebnisse der Kreuzungen aus der Entwicklungsmechanik seines entwickelten Körpers vorauszusagen, denn aus der Möglichkeit entwicklungsmechanisch im Soma aus

unserer Rasse „Ganzschwarze“ zu erhalten, könnten wir schließen, daß es auch möglich sein müsse durch Kreuzungen „ganzschwarze“ Züchtungsergebnisse der Rasse zu bekommen.

Ähnlich zeigt der zweite Abschnitt, daß man ganz allgemein beim Albino seine sämtlichen Erbanlagen, auch die versteckten Färbungsanlagen, rein somatisch voraussagen kann, wenn man die Entwicklungsmechanik zu Hilfe nimmt.

Ich will nun noch Beispiele anführen, welche die Allgemeingültigkeit des Satzes wahrscheinlich machen, daß alle Erbanlagen sich in den somatischen Entwicklungsanlagen äußern.

Erstens betrachten wir das inbezug auf Kreuzungsergebnisse:

Da ist uns bekannt, daß durch ein Geschlecht die Eigentümlichkeiten des anderen vererbt werden können. Es entspricht unserem Satze, daß auch entwicklungsmechanisch auf dem einen Geschlecht die Eigenschaften des anderen sich entwickeln können. Dies ergaben Kastrationen und Verpflanzungsversuche.

Zu den Kastrationsergebnissen gehört der von Herrn Professor Braun an einem meiner Hänfling  $\times$  Kanarienweibchen beobachtete männliche Gesang. Ich habe nämlich nachgewiesen, daß diese Tiere durch die Bastardierung sehr weitgehend kastriert sind. Ferner gehört dazu der von mir berichtete Fall einer Frau, welche durch Dermoidzyste des Ovariums mindestens teilweis kastriert war (sie blieb in der Ehe kinderlos) und welche einen großen männlichen Adamsapfel und eine tiefe Männerstimme erhielt.

In Verpflanzungsversuchen zeigte ich 1900 bei Herrn Geheimrat E. Neumann, Königsberg, zuerst, daß der Eierstock auf Männchen sich gut entwickelt, wenn man Meerschweinchen gleichen Wurfes benutzt (Wachstum der Follikel und Wachstum der Eier bis zur Reifegröße, echte Zwitterbildung nach 4 Monaten).

Später kamen dann die bekannten Versuche von Meisenheimer 1907 und Steinach 1910. Dadurch wurden im Soma Anlagen nachgewiesen auf denen sich das andere Geschlecht entwickeln kann.

Es ist richtig, daß das Bestreben einiger Forscher die Geschlechtsverteilung auf die Mendelschen Gesetze zurückzuführen in diesen entwicklungsmechanischen Ergebnissen und ganz besonders in meinem Nachweis der mendelnden versteckten Erbanlagen im Soma des Russenkaninchens eine Stütze findet.

Es gehören zur Voraussage der Kreuzungsergebnisse durch die rein somatische Entwicklungsmechanik auch meine Versuche über

Parallele von Bastardierung und Transplantation, Gleichlauf von Verpflanzung und Kreuzung. Dabei konnte ich ja sozusagen die Kreuzungstiere durch Verpflanzung zwischen den kreuzbaren Arten erzielen.

Zweitens betrachten wir unseren Satz nun inbezug auf Mutationsergebnisse. Dabei wollen wir darüber hinweg gehen, daß die Mutationsfrage noch sehr unklar ist. Wir wollen nur Gründe anführen, nach denen die entwicklungsmechanisch im Soma nachweisbaren Anlagen auch die nicht durch Kreuzung sondern durch scheinbar ungekreuzte Weiterentwicklung neu aus einer Stammform züchtbare Arten uns voraussagen.

Es scheint, daß Tigerung als Mutation entstehen könne. Auf jeden Fall gibt es gute Gründe zu der Annahme, daß man in der Zukunft ein getigertes Kaninchen wird züchten können. Diese Zukunftszüchtung, Zukunftsmutation sagt die entwicklungsmechanisch dargestellte Somaanlage voraus.

Voll beweisen kann das erst die Zukunft, aber ein mittelbarer Beweis ist, daß in der Haustierzucht die am längsten und ausgiebigsten abgewandelte Säugetierart, der Hund in den getigerten, gestromten Rassen schon eine Art Tigermuster lieferte, obwohl seine mutmaßlichen Urformen und seine systematische Verwandtschaft das Muster nicht besser kennt als das beim Kaninchen der Fall ist. Ganz undeutlich konnte ich im Fuchsschwanz, ebenso undeutlich im Scheckenkaninchen Tigerungsanlagen erkennen.

Es scheint auch, daß Apfelschimmelmuster durch Mutation auftreten kann und es gibt dieselben Gründe zu der Annahme, daß mein somatischer Nachweis des Apfelschimmelmusters beim Russenkaninchen eine mögliche auf Mutation beruhende Zukunftszüchtung voraussagt. Wir sehen auch dies Muster in der Haustierzucht recht unerwartet beim Pferde auftreten.

Für die Möglichkeit der Zukunftszüchtung spricht für beide eben erwähnte Muster, daß sie im System überall nahe gefunden werden: das Tigermuster bei Beutlern, Pferden, Bären, Hunden, Hyänen, Katzen, das Apfelschimmelmuster abgewandelt bei Giraffen, Pferden, Hirschen, Schweinen, Pantern. Ich sah ein dem Apfelschimmelmuster entsprechendes braunes Melanin-Netzwerk wiederholt bei Menschen auf Verbrennungsflächen der Haut.

Es scheint, daß die Geschlechtszeichen auch durch Mutation entstanden und daß die Mutation ebenso die Geschlechtszeichen des einen

Geschlechtes im anderen hervorbringen könne, wie der entwicklungsmechanische Versuch im Soma.

Als Mutation betrachten kann man die hennenfedrigen, hennen schwänzigen Sebright-Bantam-Zwerghähne. Dieselbe Veränderung des Schwanzes erhält man als Somaanlage durch Frühkastration der Hähne sichelschwänziger Rassen.

Durch Mutation gingen wahrscheinlich Brüten und Führen bei einigen Vogelarten auf das Männchen über, ähnlich wie wenn ich die akzessorischen Geschlechtscharaktere der Girlitz  $\times$  Kanarie  $\times$  Kanarie auf das andere Geschlecht verpflanzte.

Es gibt eine besonders naheliegende Art mutierender Änderung, die ich als Mengenänderung gleicher Anlage bezeichne. Wir sehen sie als quantitative Abänderung der Färbung, der Größe von Gliedmaßen, Schwänzen, Ohren, Schnauzen, Nasen, Kröpfen, der Gesamtgröße, der Instinktstärke, als allerlei Verlustvariation auftreten, überall wo die nächstliegenden Abänderungen zu vermuten sind. Das ist also erstens in der Haustierzucht an Pflanze und Tier und auch an Menschen als Haustier betrachtet, zweitens in der Geschlechtern bei Pflanze und Tier und auch bei Mann und Weib des Menschen.

In gleicher Weise sind im Soma für entwicklungsmechanische Versuche die nächstliegenden, am leichtesten erreichbaren Abänderungen quantitativer Art.

Am Kaninchen zum Beispiel gelang mir entwicklungsmechanisch am leichtesten die künstliche Bildung weißen Haares (auf Rasur- und Entzündungsstellen aller Rassen, besonders der Silber), dann die Bildung schwarzen Haares und noch schwerer andersfarbigen Haares. Bei Betrachtung jüngerer Haustierrassen sehen wir diese Art Mengenabstufungen etwa mit gleicher Leichtigkeit auftreten (Weiß bei Ratte und Maus, Frettchen, Pute, Perlhuhn, Moschusente, Lachtaube u. a. Schwarz bei Ratte, Maus, Pute. Weiß und Schwarz sind auch die häufigsten Abarten der Natur, weißes und schwarzes Reh). Quantitative Abänderung der Haarlänge gelang mir am Kaninchen als zweitleichteste Abänderung, nämlich ein langes weißes Haar, gleichwie bei den langhaarigen weißen Angorakaninchen, die schon früh in der Haustier-Stammgeschichte der Kaninchen auftraten.

Übrigens sah ich wie andere öfter auch bei verschiedenen farbigen Kaninchenrassen verhältnismäßig langhaarige junge Tiere ohne Abstammung von Angoras, wie ich vermute durch Ernährungsstörung in Verbindung mit Dickenänderung der Haut.

**Versuch 69** (Fig. 9).

Einem wenige Tage alten Kreuzungstier Schwarzloh  $\times$  Russenkaninchen, das ganz kurz behaarte schwarze Rückenhaut hatte, wird mit einem stumpfen Instrument an drei Stellen des Rückens einige Millimeter tief in die Haut gestochen. Auf diesen kleinen Stichnarben wachsen nun in den nächsten Wochen drei Haarbüschenchen, welche erstens weiß und zweitens mindestens viermal so lang sind als das umgebende kurze schwarze Haar.

Dieser Versuch kann als künstliches Schnurr- und Stichhaar und als künstliches Winterweiß, als Kolloidschichtungserscheinung und als entwicklungsmechanische Darstellung der Erbanlage für Weiß in diesen Bastarden gedeutet werden.



Fig. 9. Langes weißes Haar in kurzem, schwarzem, bei Russe  $\times$  Schwarzloh willkürlich erzeugt. Versuch 69.

Hier wollen wir ihn als künstliches weißes Angorahaar auffassen und bedenken, wie die Leichtigkeit der Rassenbildung in der Zucht und die Leichtigkeit der somatischen Abänderung gleichgerichtet ist.

Lange Ohren machten die Züchter dem Kaninchen durch überheizte Ställe schon vor Przibrams Hitzeratten. Man hätte aus dem leichten Erfolge dieses entwicklungsmechanischen Versuches die leichte Züchtbarkeit der langohrigen englischen Widderkaninchen voraussagen können.

Genug der Beispiele dieses reichen, wichtigen und so unbeachteten Abschnittes von der Parallele der Änderungsmöglichkeiten am Soma und Keimanlage des gleichen Lebewesens oder der gleichen Art.

Nehmen wir an, es sei uns von allen Kaninchenrassen nur das Russenkaninchen bekannt, so müßten wir aus unseren Versuchen schließen, daß es auch gelbe, braune, blaue, schwarze, wildfarbige, gesprankelte,

schwarzloh, hellbüchige, gescheckte, mit Aalstrich, Kettenpunkten, Hackenflecken geben könne, wie es diese tatsächlich gibt. Es ist nicht zu kühn, wenn wir sagen, es könne nach unseren Versuchen auch getigerte und apfelschimmelartige geben, die es bisher noch nicht gibt.

Weil aber jede Art; jedes Lebewesen ja selber das Ergebnis eines entwicklungsmechanischen Experimentes der Natur ist, so lehren Morphologie, Systematik, vergleichende Anatomie vielfach dasselbe. Der entwicklungsmechanische Versuch vervollständigt den Reichtum der uns erkennbaren Anlagen der Lebewesen. Er bildet außerdem die Verbindung zur Erkenntnis, daß auch vorübergehende Wachstumszustände ja sogar funktionelle Abänderungsmöglichkeiten bleibende anatomische und erbliche Abarten voraussagen können.

Für den Menschen haben die Überlegungen dieses Abschnittes vielleicht ihren Hauptwert in folgendem:

Sie berechtigen zu der Erwartung, daß hervorragende geistige und körperliche Eigenschaften, die wir bisher an einzelnen wahrnehmen, auch wenn sie durch Erziehung, Reichtum und andere äußere Verhältnisse entwickelt sind, als Erbanlage des ganzen Menschengeschlechtes gezüchtet werden können.

---

## Kleinere Mitteilungen.

---

### Preisaufgabe der Kgl. Preußischen Akademie der Wissenschaften.

Die Akademie stellt für das Jahr 1922 folgende Preisaufgabe:

„Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind im Tierreich allgemein verbreitet. Für das Pflanzenreich liegen nur wenige und zum Teil widersprechende Angaben darüber vor, wie weit die Geschlechter diözischer Arten an morphologischen, anatomischen und physiologischen Merkmalen der vegetativen Organe unterschieden werden können. Es sollen die vorhandenen Angaben kritisch gesammelt und unsere Kenntnisse durch neue Untersuchungen fester begründet und erweitert werden.“

Der ausgesetzte Preis beträgt fünftausend Mark.

Die Bewerbungsschriften sind bis zum 31. Dezember 1921 im Bureau der Akademie, Berlin NW 7, Unter den Linden 38, einzuliefern. Die Verkündigung des Urteils erfolgt in der Leibniz-Sitzung des Jahres 1922.

---

## Referate.

---

**Lehmann, E. Art, reine Linie, isogene Einheit.** Biol. Centralblatt XXIV, p. 285—294, 1914.

**Lotsy, J. P. Prof. E. Lehmann über Art, reine Linie, isogene Einheit.** Ibid. p. 614—618.

**Lehmann, E. Art, reine Linie, isogene Einheit. II.** Ibid. XXV, p. 555—560, 1915.

Der Meinungsaustausch zwischen Lotsy und Lehmann, der mit einer Arbeit Lotsys im Progr. rei bot. IV, p. 361—388, 1913 begonnen, in dieser Zeitschrift fortgeführt: Lehmann XI, p. 105—107, 1913, Lotsy XII, p. 150—154, 1914, Lehmann XII, p. 155—156, 1914 wird nun im Biol. Centralblatt fortgesetzt und gipfelt in der Definition der drei Begriffe Art, reine Linie, isogene Einheit.

Lotsy verwirft den Artbegriff Linnés und definiert die Art als die Gesamtheit aller homozygotischen Individuen gleicher genetischer Konstitution. Eine reine Linie ist eine solche Art, während eine Art keine reine Linie zu sein braucht.

Nach Lehmann kommt der Individuengruppe, die Lotsy eben definiert hat, allerdings eine große Bedeutung zu, nur bezeichnet er sie nicht als Art, sondern als isogene Einheit, nachdem er das Wort genetisch durch genotypisch ersetzt hat. Über den Verwandtschaftsgrad wird nichts ausgesagt, da man genotypisch gleiche Individuen auch aus verschiedenen Kreuzungen erhalten kann. Die isogene Einheit können wir als theoretische Art ansprechen, während praktische Arten solche sind, die strukturell oder genotypisch in enger Beziehung zueinander stehen.

Gegen die isogene Einheit für seinen Artbegriff wendet Lotsy nun wiederum ein, daß auch heterozygotische Individuen isogen sein können, man müsse zum mindesten isogenhomozzygotisch sagen. Darauf erwidert Lehmann, daß heterozygotische Individuen wohl isogen aber nie Einheiten sein können. Lotsy hält daran fest, die isogenen Einheiten oder, wie er sagt, isogenhomozzygotischen Einheiten als Art zu bezeichnen, gibt aber mit Rücksicht auf die apogamen Sippen, die nicht immer Individuen von genotypisch gleicher Beschaffenheit hervorrufen, und die dann nicht zu einer Art gehören, folgende Definition: Die Art ist die Gesamtheit aller Individuen, welche sich nur durch Monoplektokonten zu vermehren vermögen, und deren Monoplektokonten die gleiche genotypische Struktur besitzen. (Monoplektisch sind danach Organismen, deren Fortpflanzungszellen für sich allein oder nach Verbindung mit Fortpflanzungszellen identischer Struktur nur eine bestimmte Genenkombination ergeben können.)

Lehmann schlägt schließlich vor, wenn Lotsy den Artbegriff Linnés durchaus nicht als solchen bezeichnen wolle, ihm den früher von Lotsy selbst vorgeschlagenen Namen Linnéon zu geben.

Was schließlich die reine Linie anbetrifft, so muß man unterscheiden zwischen der reinen Linie sensu stricto und der, die uns als solche erscheint, die aber heterozygotisch sein kann, wie durch Kreuzungen plötzlich herauskommen kann. Lehmann hat dies beides verwechselt und in seiner ersten Arbeit von reinen Linien geredet, die noch hochgradig heterozygotisch sein könnten. Als Beispiel führt er zwei Sippen von *Linaria maroccana* an, die beide weiß einer reinen Linie anzugehören scheinen, aber miteinander gekreuzt durch verschiedene Reaktion des Zellsaftes bunt ergeben können. Selbstverständlich kann man das keine reinen Linien nennen. Lotsy weist auf die Definition Johannsens hin: Eine reine Linie ist der Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzigen absolut selbstbefruchtenden homozygotischen Individuum abstammen. Mit diesem Irrtum, den Lehmann auch zugibt, werden seine Behauptungen hinfällig, daß eine reine Linie keine Einheit des Systems und daß sie ein realer experimentell bestimmbarer Begriff wäre im Gegensatz zur isogenen Einheit, die ein theoretischer Begriff sei. Die Verschiedenheit beider bleibt davon unberührt. Eine isogene Einheit kann auf ein homozygotisches Individuum zurückgehen und ist dann eine reine Linie, sie braucht es aber nicht, da für sie nur genotypische aber nicht genetische Gleichheit gefordert werden muß.

G. v. Ubisch, Berlin.

**Lotsy, J. P. Evolution by means of hybridization.** The Hague (M. Nijhoff) 1916.

Dr. Lotsy has in several papers advanced the theory that the origin of species (Evolution) is based upon hybridization. This theory is worked out more in details in the present book in which he defends his views very logically and with much ability. The book is read with much pleasure, as it is written in an easily understood language and with much smartness, sometimes even defiant. One does not always become convinced of the correctness of his arguments, but even if the reviewer cannot agree with him everywhere, there is no doubt that Lotsy's hypothesis is one of the ways, and probably the most important one, by means of which we shall overcome the dead-water with regard to the understanding of the origin of species, resulting from the necessary clearing out of the older evolution theories, a clearing which we owe to the pioneers of the new science of heredity (Bateson, Johannsen etc.).

In order to get a clear start, Lotsy begins with definitions of the terms to be used and he does it very well, only that I do not agree with him as to the names of the terms. The vague term which we usually call a species, is baptized a Linneon, and defined as "a group of individuals which resemble one another more than they do any other individuals". Morphological comparison is sufficient to create a linneon.

His next term is a Jordanon, a species in Jordan's sense, i. e. about the same as has been named "petite espèce", "microspecies" or "Elementar-Art", and he defines it by the following words: "a group of externally alike individuals which all propagate their kind faithfully under conditions excluding contamination by crossing with individuals belonging to other

groups". Both morphological comparison and breeding are necessary to create a Jordanon.

The third term is Lotsy's Species, defined as "a group of individuals of identical constitution, unable to form more than one kind of gametes". Besides morphological comparison and breeding an analysis by means of crossing is necessary to create a "species", as we know that two morphologically alike organisms which by breeding give offspring like the parents, in some cases when crossed by one and the same other organism give different offspring.

As hybrids he designates "all individuals able to produce more than one kind of gametes", and as modifications "the non-transmittable effect of external circumstances".

I do not think that the choice of names for the three first categories is lucky, as I consider it both incorrect and inadequate to use the word "species" in Lotsy's sense. It is better to let this word keep its old-fashioned meaning, synonymous with Lotsy's linneon. This is in accordance with the historical development; and it would cause endless confusion, if, in every paper we read, we have to find out in which meaning the word species is used. We may, namely, be sure that systematists, plant-geographers etc. will continue to use it in the old sense. We owe to the genetic researches the possibility of clearly defined terms, but even therefore we must create new names for them, and not restrict old names into special meanings. I propose to continue to use the term species instead of linneon and the term microspecies instead of Jordanon, and to place the term genospecies instead of Lotsy's species. The word "genospecies" is created by Raunkiaer<sup>1)</sup> and defined as follows (translated from Danish): a genospecies is a form which by selffertilisation or fertilisation between individuals within the same "pure line" produces an offspring, genotypically alike and like the parent. I think this definition covers in all essential parts Lotsy's definition of his "species". If we admit the three terms: species, microspecies and genospecies, we avoid any confusion and remain in accordance with common practice.

---

In the following I shall try to give an abstract of the main topics dealt with in Lotsy's book.

Variability (i. e. inheritable variability) upon which all the usual theories of evolution really are based, is, according to Lotsy, never proved and does not exist for the simple reason that genospecies do not vary. The only possibility for proving variability is to demonstrate that a homozygotic individual becomes heterozygotic without any crossing, or, in other words, a monogametic individual becomes polygametic. This is what we call mutation, but mutation must "for the present be discarded as a factor in evolution", as the classical object *Oenothera Lamarckiana* is not a genospecies, but "a mixture of heterozygotes of different constitutions throwing rogues (the pretended mutants) by a process of mendelian segregation". (Also the theory of inheritance of acquired characters is not at all proved, and is in reality not different from the mutation theory, as mutation is inconceivable without some kind of inheritance of acquired characters). The only kind of mutants which, possibly, exist, are those arising from a loss of a factor: but

<sup>1)</sup> In Salmonsen, Konversations Leksikon, 2 Udg., Bd. II (København, 1915), p. 157.

even if we admit this possibility, it would not assist the mutation theory as an evolution theory, because an evolution by repeated losses is inconceivable. The mutation theory requires progressive mutants, and "there is not a particle of proof for such an occurrence".

Mendel has shown us the manner in which new forms arise, viz. by hybridization, as, by crossing two monogametic individuals of different constitution, we get a polygametic hybrid. Hybrids are the only known source of the origin of new forms, some of which are heterozygotes, others of which are homozygotes, e. g. new genospecies; and in this respect it is indifferent if the parents are "pure species" or hybrids because the result has nothing to do with the origin of the gametes, but only with their constitution.

The question: how does a new form perpetuate its constitution by transmitting it from parent to offspring — the conception which we call heredity —, is answered by Lotsy in an completely agnostic manner: We know "absolutely nothing" about heredity, and cytology does not learn us anything in this respect. Perhaps future researches into haploid organisms, especially mosses, will give us a key to understanding; but for the present we must stick to known facts and work with the origin of diploid organisms as far as possible.

The fact that the individuals which we include in a species (Linneon) resemble each other more than they resemble other individuals and so to say simulate a genospecies, requires an explanation.

In order to get at this, Lotsy calculates what will happen (1) if self-fertilisation follows a cross between two different organisms, and (2) if free intercrossing follows such a cross. In the first case we have Jennings's calculation which tells us that in course of many generations nearly all individuals become homozygotes, as the relative number of heterozygotes diminishes and at last becomes minimal; thus a strictly selffertilising species consists of a number of different pure lines. In the second case the theoretical calculation (by Baur and Reimers) gives the result that the number of homozygotes and heterozygotes is about equal; but the real result is another, as is evident from the fact that species within which free intercrossing occurs, mostly have a rather uniform aspect. The cause to this phenomenon is the great rôle played by "intralineontic" selection. Based upon interesting considerations and upon examples, Lotsy, therefore, concludes that a species (Linneon) is "a vestigial group of a once much larger group of differently constituted types, born from a cross, which is apt to simulate a species (genospecies) by the overwhelming majority of the dominant types it contains, as a result of free intercrossing, combined with a favoring of the dominant by a process of selection, weeding out the weaker or more conspicuous recessives; this uniformity being more apparent than real because pure dominants are indistinctible, in most cases, from dominant hybrids".

We find in nature that the species are, mostly, rather distinct, and the reason for this is that while free intercrossing within a species is the rule, it is the exception between different species, because such crossing is made difficult in different ways (aversion, differentiation in space, etc.). Our old species "are thus something more than mere conceptions of the human mind; they are natural intercrossing communities of differently constituted types". They owe their origin to an occasional cross and their persistence to the bars which nature normally keeps closed to prevent crossing, but exceptionally opens. In badly limited species the normally

existing bars have lost their effect, as is the case in genera where crossing between species is common. The latter is, as a rule, the case between the microspecies (Jordanons) of a species, the so-called "varieties".

In these rules we find also the explanation of the effect of domestication upon the raising of new forms. The two factors, isolation and selection of the recessive types, are sufficient to explain the effect of domestication, but in many cases crossing with other forms and then segregation have added to the polymorphy of domesticated animals and plants. Using Darwin's book on "Animals and Plants under Domestication" as reference, Lotsy shows that a mixed origin is the rule amongst the domesticated organisms. In many cultivated plants the "races" are really heterozygotes which can only be propagated vegetatively. But in all cases a cross is "at the bottom of is"; it is not the mere alteration of the outer circumstances which has called forth the "variability".

It was said above that crossing between species was an exception, but it does occur both in the animal and the vegetable kingdom. A. Kerner has first emphasized its value with regard to the evolution of plant species; but as Lotsy himself says in the preface, he has perhaps not laid enough stress upon Kerner's importance as the first to advance hybridization as the main factor of the origin of new species. According to Lotsy hybridization is not merely the main factor, but the only known factor; and when it has been argued, that in this way we do not get new species with new characters, i. e. characters not present in the two parents, this is not correct. By crossing different species of *Antirrhinum* Lotsy has himself got types so much diverging from the parents that they ought really be taken as new genera.

We can resume Lotsy's reasoning in the following three sentences: hybridization is the cause of the origin of new types, heredity keeps them persistent, and selection is the cause to their dying-out.

He does not flinch from explaining even the origin of the great systematical classes of organisms by means of his theory. From the palaeontology we know that new classes appear suddenly with numerous, often highly differentiated types, but the more we remove in time from the origin of a class, the more the number of types diminishes and the remaining types become "reduced". This is in good agreement with the theory that from a cross between two species, the offspring of the hybrid are at first very numerous and varied, but little by little the number gets smaller, until only a few types revive, or total extinction follows.

"In the present time we live in a period, in which the extinction of many classes is almost completed and in which no new classes are formed". (I do not think we are able to perceive if a new class is *in statu nascendi*). As an example Lotsy quotes Scott's system of the vascular plants of which the majority of the divisions are either dying out (*Equisetales*, *Psilotales*, *Lycopodiales* and *Gymnospermae*), or completely extinct (*Pseudoborniales*, *Sphenophyllales* and *Pteridospermeae*), only two divisions (*Filicales* and *Angiospermae*) still flourishing.

From his whole manner of argumentation it follows that he has not much good to say about relationship, phylogeny and homology. As to migration he does not deny that it has some value, but means it has been much overrated, as one has taken the monotypic origin of species for granted, while Lotsy means that the origin may be polytopic as well as polyphyletic.

C. H. Ostenfeld.

**Lotsy, J. P. La quintessence de la théorie du croisement.** Arch. Néerland. Sér. III, t. III, pp. 351—353, 1917.

In this short note Lotsy introduces a new term a syngameon to avoid the confusion reigning with regard to the word "species". His argumentation is as follows: The base of the evolution is the gamete. The union of two gametes produces an individual. In nature the individuals arrange themselves into copulative communities to which Lotsy gives the name syngameons. The syngameons are either composed of homozygotic individuals and consequently produce only one kind of gametes (homogeneous syngameons); or they consist of heterozygotes or of genotypically different individuals and produce different kinds of individuals (heterogeneous syngameons). The homogeneous syngameons are Lotsy's species (= genospecies). From the heterogeneous syngameons and from crossing of syngameons we can derivate all the different manners by which new forms arise: Within a heterogeneous syngameon new syngameons arise by means of isolation (dying out of certain combinations, etc.) or by migration, — this is the intrasyngameous evolution, which is restricted to combinations already present in the original syngameon. New combinations surpassing these limits are only possible by crossing of syngameons, either homogeneous or heterogeneous, — this is the intersyngameous evolution, "de loin la plus importante".

Lotsy's new term commends itself much to me, and if I still prefer the commonly used terms, it is mainly because I do not think it practical to use one series of names in papers dealing with evolution and another series designating the same conceptions (or nearly so) in f. i. physiological or systematical papers. To me as a systematist it is of much value to be able to understand also papers about evolution and heredity, and this understanding becomes more difficult the more new terms are invented.

C. H. Ostenfeld.

**Klebahm, H. Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen Önotheren aus der Lüneburger Heide.** Jahrb. der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten, 31, 1913, 64 S, 11 Taf.

Der Verf. berichtet sowohl über Beobachtungen wildwachsender *Oenothera*-Bestände als über experimentelle Versuche mit *O. biennis*.

Bei Bevensen an der Lüneburger Heide wachsen mehrere Bestände von *O. biennis*. Nebst dieser traten auch die *sulfurea*- und *cruciata*-Formen der Art auf, sowie eine neue Form, die er *rubricaulis* nennt und näher beschreibt. Sie wich von *biennis* besonders durch Rotfärbung der Höcker der Stengelhaare und des oberen Teiles des Stengels ab. In bezug auf gewisse Merkmale näherte sie sich der *O. muricata*.

Bei Kultur in reinen Linien wurde weder diese Form noch *cruciata* erhalten, wohl aber die *sulfurea*-Form. In *cruciata*-Linien, die aus *cruciata*-Pflanzen aus den Naturbeständen oder aus Kreuzungen mit *cruciata* abstammten, wurden auch *sulfurea*-Formen erhalten, die also die *sulfurea*-Eigenschaft mit dem *cruciata*-Merkmal kombinierten. In einer *cruciata*-Linie wurde noch eine aberrante Form gefunden, die *biennis rubricalyx* genannt wird, weil der Kelch auf jedem Blatt zwei rote Längsstreifen hatte.

Besonders interessant ist, daß in einem Falle das Auftreten der *sulfurea*-Formen in zwei aufeinanderfolgenden Generationen sich wiederholte, wie folgende Übersicht zeigt.

	Nr.	Anzahl der Pflanzen	Anzahl <i>sulfurea</i>
$F_1 \dots$	319	etwa 40	1
	319 a	104	2
	319 b	100	—
$F_2 \dots$	319 c	112	3
	319 d	112	2
	319 e	86	—

Dies deutet darauf hin, daß die „Mutation“ bei *O. biennis* eine Erscheinung ist, die von der genotypischen Natur der Mutterpflanze abhängt, also eine Spaltungsercheinung ist. Denn in anderen Linien aus demselben Standorte trat die *sulfurea*-Form nicht auf. Dieser Meinung ist aber nicht Klebahn, sondern er steht noch auf der Mutationsbasis von de Vries fest.

Auch die zwischen den vier Formen möglichen 12 reziproken Kreuzungen wurden ausgeführt. Die Kreuzung *biennis*  $\times$  *cruciata* ergab in  $F_1$  nur normalblütige *biennis*, in  $F_2$  Spaltung, wo alle Gradationen zwischen normalen und *cruciatae* Pflanzen auftraten; die Mehrzahl war aber *cruciata*. Bei der reziproken Kreuzung traten schon in  $F_1$  einzelne *cruciatae* Pflanzen auf, und einige  $F_1$ -Pflanzen zeigten nur normale Nachkommen. Das Resultat war also sehr unregelmäßig. Klebahn meint, daß es nicht möglich sei, die Spaltung als eine Mendelspaltung zu deuten. Das studierte Merkmal ist aber offenbar sehr stark modifizierbar, so daß eine Klassifizierung nicht möglich ist, was ja das Studium kompliziert. Daß die phänotypisch *cruciatae* Pflanzen nicht genotypisch *cruciata*, also rein rezessiv sein brauchen, zeigt die aufgezogene Nachkommenschaft einer *cruciatae*  $F_1$ -Pflanze, die in  $F_2$  nach 19 Normalen : 2 *Cruciatae* aufspaltete.

Die Verbindung *biennis*  $\times$  *rubricaulis* ergab in  $F_1$  und  $F_2$  nur *biennis*, die reziproke Kreuzung in  $F_1$  und  $F_2$  nur *rubricaulis*. Dasselbe Resultat zeigte *biennis*  $\times$  *cruciata*  $\times$  *rubricaulis* und die reziproke Kreuzung in bezug auf den *biennis*- und *rubricaulis*-Typus. Die *cruciata*-Eigenschaft spaltete auch hier sehr unregelmäßig. Da die Kreuzung *biennis*  $\times$  *rubricaulis* *biennis* ergibt, meint der Verf., daß de Vries' Auffassung, daß die wesentlichen Eigenschaften der *O. biennis* durch den Blütenstaub vererbt werden, nicht richtig sein könne. „Denn die Heterogamie setzt voraus, daß bestimmte Merkmale stets im Pollen, die übrigen stets in der Eizelle vererbt werden, und nicht, daß dieses Verhalten sich bei verschiedenen Kreuzungen verschieden gestaltet.“ Falls aber *rubricaulis* eine *biennis* ist, die nur noch einen Faktor hat, der Rotfärbung bedingt (vielleicht gleichzeitig auch andere habituelle Wirkungen hat), und der nur mit den Eizellen vererbt wird, scheint es dem Ref., als ob dieser Einwand nicht berechtigt wäre. Die Hypothese der Heterogamie erklärt dann sehr gut das Spaltungsresultat.

Klebahn zeigt auch darauf hin, daß Goldschmidts Auffassung, daß Merogonie die Ursache der eigentümlichen Spaltung der Artbastarde von *Oenothera* sein sollte, für die *rubricaulis*-Kreuzungen nicht gelten kann. (Diese Auffassung ist ja auch später durch Renner vollkommen widerlegt). Gerade die entgegengesetzte Hypothese, nämlich von Parthenogenesis, müßte in diesem Falle herangezogen werden, falls man eine zytologische Erklärung versuchen wollte.

Von den *sulfurea*-Kreuzungen berichtet der Verf. nur über  $F_1$ . Eine interessante Tatsache ist, daß die Kreuzung *biennis*  $\times$  *sulfurea* nur blaßblütige

Pflanzen ergibt, *rubricaulis*  $\times$  *sulfurea* nur gelbblütige. Dies scheint ja auch gegen die Heterogamie zu streiten. Es ist ja aber möglich, daß die *sulfurea*-Eigenschaft von dem *rubricaulis*-Faktor gehemmt wird, worauf auch der Verf. hinweist.  
Heribert-Nilsson.

**Lotsy, J. P. Over Oenothera Lamarckiana als type van een nieuwe groep van organismen, die der Kernchimeren, benevens beschouwingen over de waarde der genenhypothese in de erfelykheids- en evolutieleer. Über Oenothera Lamarckiana als Typus einer neuen Gruppe von Organismen, derjenigen der Kernchimären, nebst Betrachtungen über den Wert der Genenhypothese in der Vererbungs- und Evolutionslehre).**  
's Gravenhage, Martinus Nijhoff, 1917, 52 pp., 2 pl.

In dieser soviel wie möglich gemeinverständlich gehaltenen Broschüre setzt Verf. seine Meinung auseinander über einige Grundfragen der Vererbungs- sowie der Evolutionslehre. Zur Einführung gibt Verf. eine Einteilung sämtlicher Doppelwesen in folgender Weise:

A. Doppelindividuen, welche keine Gameten bilden und zwar 1. apogame, 2. sterile Hybriden mit ungeschlechtlicher Vermehrung.

B. Doppelindividuen, welche, von geschlechtlichen Unterschieden abgesehen, praktisch gesprochen nur Gameten einer Art bilden (der Hauptsache nach Homozygoten) und zwar 1. diejenigen, bei welchen die weiblichen Gameten sich während kurzer oder langer Zeit ohne Befruchtung (parthenogenetisch) entwickeln; 2. diejenigen, bei welchen die Gameten stets kopulieren; 3. diejenigen, welche neben Kopulation normaliter auch parthenogenetische Entwicklung einiger Gameten zeigen; 4. diejenigen, in welchen normaliter Kopulation stattfindet, deren Eier aber künstlich zur parthenogenetischen Entwicklung gereizt werden können.

C. Doppelindividuen, welche Gameten verschiedener Art bilden (die Polyhybriden).

D. Doppelindividuen, welche der Hauptsache nach Gameten zweier Art bilden: 1. Die Monohybriden; 2. die Ppropfhybriden oder genauer gesagt die Ppropfchimären; 3. die Kernchimären (zu welchen die sogenannten konstanten Hybriden gehören) und zwar a) die isogamen Kernchimären, b) die halbheterogamen, c) die heterogamen.

Eine jede dieser Gruppen wird eingehend besprochen und besonders die letztgenannte, die der Kernchimären. Dieser neue Terminus wird vom Verf. eingeführt als Charakterisierung der aus den Rennerschen Versuchen hervorgegangenen Auffassung bezüglich der wahren Natur der *Oenothera Lamarckiana*. Also stimmt Verf.s Begriff der Kernchimäre mit der Rennerschen Komplexheterozygote, aber dennoch gibt Verf. dem seinigen den Vortzug, da er in dieser Weise besonders die Selbständigkeit der *Lamarckiana*-Komplexe auch während des vegetativen Lebens zu betonen sucht. „Nicht so sehr die Tatsache, daß *Oenothera Lamarckiana* und derartige Formen Gameten zweier Art bilden, wie die Tatsache, daß dies dieselben Gameten sind wie diejenigen, aus welchen die Pflanze gebildet wurde, und daß diese verbunden mit anderen Gameten (welcher Art diese auch seien) immer ihre Identität bewahren, ist prinzipieller Bedeutung.“

Die Gamete, nicht das Individuum, viel weniger noch die Rasse oder die Varietät oder die Spezies, nur die Gamete darf Grundlage sein einer jeden Evolutionstheorie, sowie der Züchtungspraxis. Sich stützend auf die vom Verf. verfochtene Kreuzungstheorie, stellt er diese Erweiterung auf:

Die Evolution der diploiden Organismen ist die Folge der Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Die eigentliche Basis der Evolution ist also die Gamete. Aus der Vereinigung zweier Gameten entsteht ein Individuum. Waren die beiden Gameten identisch, so wird das Individuum eine Homozygote und bildet später nur einerlei Gameten. Waren die beiden Gameten nicht identisch, dann wird das Individuum eine Heterozygote und bildet Gameten mehrerer Art. In der Natur sind mehrere Individuen zu einer Paarungsgemeinschaft oder „Syngameon“ zusammengefügt. Falls ein Syngameon ausschließlich aus Homozygoten und identischen Individuen besteht, ist das Syngameon homogen; homogene Syngameonten sind in sich unabänderlich, weil sie nur Gameten einer Art liefern. Falls aber ein Syngameon aus genotypisch verschiedenen Individuen oder aus genotypisch unter sich gleichen, aber heterozygotischen Individuen zusammengestellt ist, dann ist das Syngameon heterogen. Innerhalb eines heterogenen Syngameonten wird eine Anzahl verschiedener Gameten gebildet, welche sich zu verschiedenen Kombinantten zusammenfügen. Je nachdem diese Kombinantten ihre genotypischen Unterschiede bemerklich machen, ist das heterogene Syngameon polymorph. Innerhalb eines heterogenen Syngameonten können neue Syngameonten gebildet werden durch Isolation, sei es durch Aussterben gewisser Kombinantten und daraus folgende Beschränkung der Kombinationsmöglichkeiten der Gameten, sei es durch Migration, welche schließlich zur Entstehung einer Anzahl homogener Syngameonten führen kann. Diese Evolution ist die intrasyngameontische; dieselbe ist notwendigerweise beschränkt zu den Kombinationsmöglichkeiten, welche innerhalb des heterogenen Syngameonten stattfinden können; auf ihr beruht die Anpassung, welche ein jedes Syngameon, wenn es nicht untergehen will im Kampf ums Dasein, bezuwecken soll. Nur in einer Weise wird die Zahl der Kombinationsmöglichkeiten vermehrt; und zwar durch Kreuzung zweier Individuen, welche verschiedenen Syngameonten angehören, unabhängig davon, ob sie beide heterogen oder eins von ihnen homogen oder beide homogen sind; diese Evolution ist die intersyngameontische und im weitaus die wichtigste.

Weiter ins Detail zu gehen bezüglich der Evolutionsfragen hält Verf. vorläufig für weniger angebracht, weil weitere Betrachtungen allzu spekulativer Natur werden; auch über die Entstehung der sogenannten Mutanten ist s. E. das letzte Wort noch gar nicht gesagt, und lassen sich sowohl die Auffassungen Renners und Heribert Nilssons, sowie diejenigen Gates' befürworten und bekämpfen.

M. J. Sirks, Wageningen.

**Lotsy, J. P. L'Oenothère de Lamarck (*Oenothera Lamarckiana* de Vries) considérée comme chimère nucléaire.** Archives néerlandaises des Sciences exactes et naturelles. Serie III B, Tome III, p. 324—350, 1917.

**Lotsy, J. P. La quintessence de la théorie du croisement.** Ibid. p. 351—353.

Im großen ganzen läuft diese mehr wissenschaftlich gehaltene Arbeit parallel mit der obengenannten Broschüre, sie enthält aber daneben mehrere Versuchsergebnisse der *Oenothera*-Bastardierungen des Verf., welche die Ergebnisse Renners völlig bestätigen. Zusammenfassend lässt sich aus Verf.s Erörterungen folgendes schließen: Die heterozygotische Natur der *Oenothera Lamarckiana*, welche heute allgemein anerkannt wird, macht diese Pflanze zu einer völlig ungeeigneten Versuchspflanze für die Mutationsversuche. Die Samenbeständigkeit der *Oenothera Lamarckiana* ist nur scheinbar, sie bildet Gameten zweier Art, welche nur in heterozygoter Verbindung lebensfähige

Zygoten ergeben. Die Hybriden zwischen zwei Önotheren des *Lamarckiana*-Typus sind, wenn sie konstant erscheinen, nur scheinbar samenbeständig. Auch die eventuell konstant erscheinenden Mutanten der *Oenothera Lamarckiana* täuschen nur eine Samenbeständigkeit vor. *Oenothera Lamarckiana*, sowie ihre Hybriden und ihre Mutanten, sind Kernchimären. Die neuen Formen, welche von *O. Lamarckiana* in ganz geringen Zahlen produziert werden, sind von de Vries mit Unrecht als von einer reinen Art hervorgebrachte Mutanten betrachtet worden. Sie sind Produkte einer Zerlegung der Kernchimäre, ganz wie die neuen Formen in der zweiten Generation nach stattgefunder Bastardierung Produkte der Zerlegung der Hybride sind. Jetzt sollen die Spaltungen solcher Kernchimären als „de Vriessche“ Spaltungen qualifiziert werden, ganz sowie diejenigen der Hybriden als „Mendelsche“ Spaltungen gelten.

*Oenothera Lamarckiana* bildet also keine Mutanten, sondern zeigt eine de Vriessche Spaltung. Man kann jederzeit *Oenothera Lamarckiana* neu bilden durch Kreuzung einer *O. laeta* mit einer *O. velutina*, oder ganz im allgemeinen durch Kreuzung derjenigen Önotheren, welche die Kombination *gaudens* mit *velans* ermöglichen. So läßt sich zeigen, daß in der *Onagra*-Gruppe der Gattung *Oenothera* Bastardierung auch die Ursache der Entstehung neuer Formen sei, wie in sämtlichen anderen Fällen, und daß *Oenothera Lamarckiana* durch Bastardierung entsteht. Es wäre zu wünschen, daß Untersuchungen bezüglich des Vorkommens solcher Kernchimären auch in anderen Gattungen als *Oenothera* angestellt würden; in noch nicht veröffentlichten Untersuchungen hat Goethart durch Bastardierung zweier *Sorophularia*-Arten (*S. Struykenkampii* mit *S. Neesii*) in  $F_1$  zwei Formen erhalten: *S. sterilis* und *S. fertilis*, von denen die letztergenannte konstant erscheint, am wenigsten nach Selbstbefruchtung und diese Tatsache ist wahrscheinlich eine Anweisung für neue Untersuchungen. Auch die zytologische Untersuchung der Karyokinese in solchen Kernchimären und der Ursache der Heterogametie ist sehr wünschenswert.

In der zweitgenannten Arbeit gibt Verf. eine wissenschaftliche Begründung seines Syngameontenbegriffs und seiner Anschauungen, daß die Gamete die Grundlage der Evolution bildet, wie wir sie schon im obenstehenden Referat gestreift haben. M. J. Sirks, Wageningen.

**Bateson, W. Note on experiments with Flax at the John Innes Horticultural Institution.** Journ. of Genetics, Vol. 5, 1915—1916, p. 199—201.

Durch eine aus der Praxis zu ihm kommende Frage wurde Verf. dazu veranlaßt, einige Selektionsversuche mit der Leinpfanze zu machen. Diese Versuche ergaben, daß von *Linum usitatissimum* mehrere für die Stengelhöhe genotypisch verschiedene Formen bestehen, welche durch Selektion aus der gewöhnlichen Kultur rein erhalten werden können. Mit Kreuzungen zwischen den verschiedenen Typen ist schon ein Anfang gemacht worden.

Tine Tammes, Groningen.

**Nilsson-Ehle, H. Hveteförädlingen för Svealand.** Sveriges Utsädesfören. Tidskr. 26, 1916, S. 5—23.

Nilsson-Ehle berichtet hier über Versuche, durch Kreuzung einer schwedischen, sehr winterfesten Landsorte, Samtweizen, mit einer ertragreichen, aber für das mittlere Schweden nicht genügend winterfesten Svalöfer Neuzüchtung, Pudelweizen, die praktisch wichtigen Eigenschaften der beiden Sorten zu vereinigen. Dies ist auch in den neuen Sorten Thuleweizen I und II gelungen. Heribert-Nilsson.

**Mayer-Gmelin, H.** De kruising van roode ongebaarde spelten met fluweelkaf Essex-tarwe, een voorbeeld van Factoren-analyse. (Die Bastardierung von rotem unbegranntem Spelz mit Essexsammetweizen, ein Beispiel einer Faktorenanalyse.) Cultura XXIX, p. 141—159, 2 pl.

Die Ergebnisse des Verf., der eine große Zahl von Bastardierungen zwischen Sammetweizen und rotem unbegrannten Spelz angefertigt hat und von diesen Bastardierungen  $F_2$ -Generationen bis zu einer gesamten Zahl von 4000 Individuen gepflegt hat, weisen bezüglich der Behaartheit und Unbehaartheit, sowie der Spelzenfarbe mit Bestimmtheit auf eine monohybride Spaltung hin; bezüglich der Kornfarbe ließ sich die Spaltung glatt als eine trihybride betrachten. So kommt Verf. zu seinen Faktorenformeln, in welchen B die braune Spelzenfarbe,  $R_1$ ,  $R_2$ ,  $R_3$  die drei roten Kornfarbfaktoren und F den Behaartheitsfaktor des Sammetweizens darstellen: Roter unbegrannter Spelz ist dann  $XXBR_1R_2R_3R_2R_3R_3$  und Essexsammetweizen  $XXFF$ .

Auch in anderer Richtung hat Verf. Beobachtungen gesammelt und zwar bezüglich der Ährenlockerheit, bzw. Kompaktheit. Nilsson-Ehle hatte derzeit den Compactumfaktor, welcher die Gedrängtheit der Ähren des Compactumtypus verursachen würde, als epistatisch über die anderen Ährenbaufaktoren betrachtet; wo dieser Faktor C anwesend war, war die Ähre des Compactumtypus. Das kann nun nach Verf.s Untersuchungen nicht so liegen. Aus der genannten Bastardierung erhielt er in der  $F_2$  eine außerordentlich komplizierte Spaltung in Typen der Ährenlänge und Ährenform, welche Spaltung derart entwickelt war, daß Verf. vorläufig noch keine Faktorenformel geben will; aber was von ganz besonderem Interesse ist, das ist die Tatsache, daß die genannte Bastardierung zwischen zwei ziemlich lockerähnlichen Typen in der  $F_2$  eine typische Compactumform ergab. Denn das weist mit Bestimmtheit daraufhin, daß auch in anderen Weizenrassen als den Compactumrassen der Compactumfactor anwesend ist und diese die übrigen Ährenformfaktoren gar nicht zu verdecken braucht. Neben einer größeren Menge von Dickkopftypen kamen stets in geringeren Prozentzahlen echte Compactumpflanzen in der  $F_2$  zum Vorschein. Auf Grund dieser Ergebnisse bekämpft Verf. die Aussagen Nilsson-Ehles, daß der Compactumfaktor ein epistatischer und ein Hemmungsfaktor sein würde.

M. J. Sirks, Wageningen.

**Surface, Frank M.** On the inheritance of certain glume characters in the cross *Avena fatua*  $\times$  *A. sativa* var. Kherson. Proc. of the National Academy of Sciences, Vol. 2, 1916, p. 478—484. With 1 textfig.

Verf. studierte die Erblichkeitsverhältnisse einiger Merkmale, in welchen *Avena fatua*, der wilde Hafer und *Avena sativa* var. Kherson, eine Kulturvarietät sich voneinander unterscheiden. Bei *A. fatua* ist das Korn dunkelbraun mit breitem Kallus und kräftiger Behaarung auf Kallus und Rückenseite von beiden Körnern des Ährchens, das Korn fällt bei der Reife leicht ab und beide Blüten des Ährchens sind begrannt. *A. sativa* var. Kherson hat gelbe, unbehaarte oder fast vollkommen unbehaarte, nicht abfallende Körner mit spitzem Kallus. Grannen kommen nicht oder nur gelegentlich auf der unteren Blüte vor. Es ergab sich bei der Kreuzung dieser zwei Formen, daß *A. fatua* ein Gen für graue, ein Gen für schwarze und wahrscheinlich ein Gen für gelbe Farbe besitzt, während die Kulturform bloß ein Gen für gelb hat. Die drei Farbenfaktoren spalten unabhängig voneinander. Der Unterschied im Kallus wird von einem einzigen Gen bedingt, das unabhängig

von den Farbenfaktoren ist. Der Heterozygot zeigt einen intermediären Charakter des Kallus. Mit den drei Typen des Kallus des unteren Kornes, nämlich dem der wilden, dem der kultivierten und dem der intermediären Form sind je sieben Merkmale korrelativ verbunden. Es konnte noch nicht festgestellt werden, ob diese Merkmale durch ein einziges Gen oder durch mehrere Gene verursacht werden. Weil aber bei Kreuzungen *A. fatua* mit anderen Formen die Korrelation aufgehoben wurde, glaubt Verf., daß wenigstens für einige dieser Merkmale mehrere Gene angenommen werden müssen. Das Gen für die Behaarung auf der Rückenseite des unteren Kornes und dasjenige für die Behaarung auf der Rückenseite des oberen vererben sich unabhängig voneinander, aber letzteres Merkmal kann nur auftreten, wenn der Faktor für ersteres auch vorhanden ist. Das Gen für die Behaarung auf der Rückenseite des unteren Kornes ist partiell gekoppelt mit dem Gen für schwarze Farbe, während das Zahlenverhältnis der Gameten 150:1 ist. Das Gen für die Behaarung auf der Rückenseite des oberen Kornes ist mit dem Gen für den breiten Kallustypus der wilden Form partiell gekoppelt; das Zahlenverhältnis ist hier annähernd 65:1. Was den Zusammenhang zwischen diesen Genen und den Chromosomen betrifft, ist es nach Verf. wahrscheinlich, daß die drei Gene für Farbstoff in drei verschiedenen Chromosomen liegen, weil diese Gene unabhängig mendeln; während das Gen für den Typus des Kallus, weil es unabhängig von den drei Farbenfaktoren spaltet, in einem vierten Chromosom liegt. Der Faktor oder die Faktoren für die sieben Merkmale, welche mit dem Charakter des Kallus korrelativ verbunden sind, würde dann auch im vierten Chromosom liegen und dann in geringer Entfernung dieses Gen oder dieser Genengruppe das Gen für das Fehlen der Behaarung auf der Rückenseite des oberen Kornes, denn letzteres Gen zeigt 1,5% „cross-overs“ mit dem oder der ersten. Das Gen für die Behaarung auf der Rückenseite des unteren Kornes ist mit dem für schwarze Farbe gekoppelt und muß also in demselben Chromosom liegen; die „cross-overs“ zwischen diesen betragen weniger als 0,7%.

Tine Tamme, Groningen.

**Zade, A. Der Hafer.** Eine Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage. Jena (Fischer) 1918. gr. 8°. 355 S. 32 Fig. i. T.

Das Buch ist zwar im wesentlichen von praktisch landwirtschaftlichen Gesichtspunkten aus geschrieben, enthält aber auch gerade für den Leserkreis dieser Zeitschrift wichtige Kapitel über Kulturgeschichte des Hafers, Verwandtschaftsverhältnisse und Abstammung, Sorteneinteilung u. ä.

Hafer ist vererbungsanalytisch die am wenigsten untersuchte Getreideart, und die bisherige züchterische Bearbeitung hat daher fast ausschließlich in einer Isolierung einzelner Linien oder kleiner Liniengemische aus den sehr bunt zusammengesetzten Landsorten bestanden. Für die züchterische und wissenschaftliche Durcharbeitung dieser wichtigen Kulturpflanze stellt diese Monographie ein sehr wertvolles Hilfsmittel dar.

Von Einzelheiten sei hier nur erwähnt, daß Zade die Ansicht verficht, daß die von Nilsson-Ehle<sup>1)</sup> gefundenen Flughafer-ähnlichen Mutationen keine Mutationen seien, sondern auf Kreuzungen zwischen *Avena fatua* und *A. sativa* beruhen. Diese Deutung scheint Ref. nach den Versuchen Nilsson-Ehles ganz ausgeschlossen.

<sup>1)</sup> Diese Zeitschrift 5, S. 1.

Alles in allem genommen wird diese auf sorgfältiger und gründlicher Arbeit beruhende Monographie für jeden ein wertvolles Nachschlagebuch sein, der mit Hafer Vererbungs- oder Züchtungsversuche macht, oder sich mit seiner Kulturgeschichte beschäftigt.  
Baur.

**Lotsy, J. P.** Het verband tuschen onze opvatting omtrent het ontstaan der soorten en wetenschappelyke teelt. (Die Beziehungen zwischen unserer Auffassung der Artentstehung und wissenschaftlicher Züchtung.) Mededeelingen der Vereeniging tot bevordering van wetenschappelyke teelt in Nederland. 7. 1917, 33 pp., 2 pl. Preis 2 Gulden.

Im vorliegenden Vortrage, gehalten in der Generalversammlung des niederländischen Vereins zur Förderung wissenschaftlicher Züchtung, gibt Lotsy seine Anschauungen über den Artbegriff und die Artentstehung in der älteren Literatur sowie im Lichte der neuesten Forschungen und die Bedeutung dieser Sachen für wissenschaftliche Züchtung. Diese Anschauungen sind bei den Lesern dieser Zeitschrift wohl als bekannt vorauszusetzen; ich möchte Interessenten aber auf die Existenz der genannten Broschüre aufmerksam machen, besonders wegen der großen Zahl schematischer Abbildungen und der beigegebenen farbigen Tafeln, welche uns die problematische Bedeutung des Linneonten an einigen Taubenrassen und Arten, die „Ahnen“ und Geschwister des neuen Linneonten: *Antirrhinum rhinanthoides* Lotsy und die Spaltung nach spontaner Bastardierung eines wilden *Sus scrofa* mit einer Hochzuchtsau vor Augen führen.

M. J. Sirks, Wageningen.

**Tjebbes, K.** De veredeling van de suikerbiet. (Zuckerrübenzüchtung.) Mededeelingen der Vereeniging tot bevordering van wetenschappelyke teelt in Nederland. 8. 1917, 28 pp, 6 fig.

Schon im alten „Kreutterbuche“ des Dodonaeus findet man Andeutungen auf eine damals vorhandene große Heterogenität der als „Beeten“ gezüchteten Pflanzen. Aus dieser vielförmigen Menge hat Achard seinerzeit (1785) sich einen bestimmten Formenkreis emporgeholt, welchem selbstverständlich noch gar keine Homogenität zugehörte. An erster Stelle wurde von Achard Selektion auf äußeren Merkmalen, wie Blattform und Farbe, Wurzelform, Größe usw. angewendet; ihr folgte erst nach Jahren (1850) die Selektion auf Gehalt. In dieser Hinsicht brachte besonders die Polarimetermethode für Gehaltsbestimmung große Ergebnisse. Die von den früheren Züchtern benutzte Massenselektion hat zwar manches geleistet, hat aber den neueren Forschungen und den Forderungen der Selektionsgenauigkeit nicht entsprochen, und ist jetzt von der wissenschaftlichen Züchtung verlassen worden. An ihre Stelle trat Familienzüchtung, in welcher als „Familie“, die ganze Nachkommenschaft einer einzigen Rübenpflanze, ohne Berücksichtigung des Pollenlieferanten, zusammengenommen wird. Selektion findet also statt zwischen Familien, und diese sollen also derart gezüchtet werden, daß ihre genaue Vergleichung ermöglicht wird. Deshalb wurde die Versuchsfeldtechnik so exakt wie erreichbar gestaltet, in welcher der Vergleich mit einer bestimmten Familie, der Standardfamilie, deren Zuckergehalt genau bekannt sei, eine wichtige Rolle spielt. Den besten Familien werden alsdann nur die ausgezeichneten Rüben zur weiteren Selektion entnommen. Diese selektierten Rüben sind Lieferanten neuer Familien und heißen deshalb „Familienhaupt“. Aus deren Nachkommen wird weiter selektiert. Selbstverständlich beschränkt sich die Selektion nicht auf den Zuckergehalt

sondern sie nimmt sämtliche anatomischen und physiologischen Verhältnisse, welche in praktischer Hinsicht von Wichtigkeit sind, in Anbetracht. Selbst-bestäubung hat bisher noch wenig direkte Resultate ergeben; indirekt wird die Auffindung von sich selbst bestäubenden Individuen, sowie die Möglichkeit einer darauffolgenden Züchtung homozygoter Zuckerrüben, sich gewiß als wichtig erzeigen. Bis jetzt geht die Züchtung der Zuckerrübe noch in manchen Hinsichten der Methode der Viehzüchter mit ihren Blutlinien parallel. Aber die Zuckerrübenfamilien sind doch unter sich enger begrenzt als die Geschwisterpopulationen der Viehzüchter, da eine jede Zuckerrübenfamilie zwar viele, aber unter sich und mit der Mutter streng verwandte Väter (Halbbrüder) hat. Als Isolationsmittel empfiehlt Verf. besonders dafür angefertigte Zelte aus dichter, diagonal verwebter Baumwolle; als Kontrollmittel werden um jedes Zelt herum eine Anzahl roter Salatrüben gepflanzt. Wenn die Nachkommenschaft einer einzigen unter einem Zelt derart isolierten Zuckerrübe keine sofort an ihrer roten Farbe kenntlichen Bastardierungen mit Salatrüben aufweist, so läßt sich mit voller Sicherheit aussagen, daß die Mutterrübe selbstbefruchtet worden ist.

Die weiteren Einzelheiten sollen im Original nachgesehen werden.  
M. J. Sirks, Wageningen.

**Saunders, Edith R. A suggested explanation of the abnormally high records of doubles quoted by growers of Stocks (*Matthiola*). Journ. of Genetics, Vol. 5, 1915—1916, p. 137—158.**

Bei ihren Untersuchungen über das Auftreten von Gefüllten bei verschiedenen Formen von *Matthiola* fand Verf., daß durchschnittlich ein Gehalt von 56—57% nicht überschritten wurde. Verschiedene Züchter bieten aber in ihren Katalogen Rassen von *Matthiola* mit einem bedeutend höheren Gehalt nämlich 82% an, während wohl angenommen werden muß, daß die Angaben in der Tat auf Beobachtungen gegründet sind. Durch sorgfältige Kulturversuche, wobei alle Pflanzen vom Jugendstadium an beobachtet wurden, gelang es der Verf. die Ursache des Unterschiedes aufzufinden. Die Pflanzen wurden vor der Blüte der Größe nach geordnet und es ergab sich später, daß die kräftiger entwickelten Individuen einen größeren Gehalt an Gefüllten aufwiesen als die weniger kräftigen. Wird nun, wie bei *Matthiola* üblich ist, in Keimschüssel gesät und später gepflanzt, so wird dabei unwillkürlich eine Selektion der kräftigsten Pflanzen stattfinden und dieses erklärt das Auftreten einer im Verhältnis zur Anlage der Eltern zu große Anzahl von Gefüllten. Auch in der Nachkommenschaft einer Kreuzung von zwei Formen, welche je den normalen Gehalt an Gefüllten gaben, kamen unter den kräftigeren Individuen mehr Gefüllte vor als unter den schwächeren.

Tine Tammes, Groningen.

**Saunders, Edith R. On the relation of half-hoariness in *Matthiola* to glabrousness and full-hoariness. Journ. of Genetics, Vol. 5, 1915—1916, p. 145—158.**

Schon früher hat Verf. ihre Untersuchungen über das Verhalten der Merkmale behaart und glatt bei Kreuzungen verschiedener Formen von *Matthiola* besprochen. Die späteren, hier mitgeteilten Kreuzungsversuche bestätigen die damals erhaltenen Resultate. Diese sind kurz gefaßt die folgenden. Es gibt zwei unabhängig voneinander spaltende Faktoren, H und K, welche nur zusammen vorhanden die Behaarung bedingen, während

für das Auftreten der Behaarung außerdem zwei andere Faktoren, C und R notwendig sind. Letztere verursachen zusammen die Farbe des Zellsafes der Blume. Außer den vollkommen behaarten und glatten Typen gibt es noch eine halb behaarte Form, welche viel seltener ist und nicht im Handel vorkommt. Bei dieser ist die Behaarung auf verschiedenen Teilen der Pflanze ungleich stark, die obere Seite der Blätter ist so dünn behaart, daß dieselben fast glatt erscheinen. Der Stengel ist an der Basis vollkommen kahl, im oberen Teil, ausgenommen einige vertikale Streifen, behaart. Bei der Kreuzung der halb behaarten Form mit der vollkommen behaarten und mit der glatten traten Individuen auf, welche deutlich weniger behaart waren als die halb behaarten und welche als viertel behaart angedeutet werden. Diese viertel behaarten Individuen ergaben sich als heterozygotisch, dieselben gaben in der Nachkommenschaft glatt, viertel behaart und halb behaart ziemlich genau im Verhältnis 1—2—1. Weiter lehrten die Kreuzungen wichtiges über den Charakter der Faktoren H und K und den Zusammenhang zwischen diesen Faktoren und einem anderen Faktor J und den Faktoren C und R. Verf. gibt die folgende Zusammenfassung der Resultate ihrer Untersuchungen über die gegenseitige Wirkung dieser fünf Faktoren, welche sich wie drei bestimmte Paare verhalten. Wie gesagt ist das Paar CR für die Bildung der Farbe des Zellsafes notwendig und verursachen HK zusammen die vollkommene Behaarung, aber nur wenn das Paar CR auch vorhanden ist. Das Paar JK nun bedingt eine geringere Behaarung als HK. Demzufolge ist das Vorhandensein von J nur merkbar bei Abwesenheit von H. Wenn die genotypische Zusammensetzung JJKK oder JjKk ist, tritt Halb behaarung auf, ist dieselbe JjKK, so entsteht Vier tel behaarung. Es bleibt noch zu untersuchen übrig, welches die Behaarung der Individuen von der Zusammensetzung JJKk ist und ob die Wirkung von J abhängig von der Anwesenheit von C und R ist oder nicht.

Tine Tammes, Groningen.

**Saunders, Edith R. On selective partial sterility as an explanation of the behavior of the double-throwing stock and the Petunia.** Amer. Natur. Vol. 50, 1916, p. 486—498.

Diese kurze Mitteilung enthält eine Widerlegung einer von Frost ausgeübten Kritik auf die von der Verf. gegebene Interpretation der Resultate, welche sie bei Kreuzungsversuchen mit einfachen und gefüllten Varietäten von *Matthiola* erhielt. Die Schlußfolgerungen der Verf. waren die folgenden: 1. das Einfachsein wird von zwei Faktoren bedingt; 2. in der gegenwärtigen konstant vererbenden einfachen Varietät sind diese Faktoren gekoppelt; 3. in der ständig Gefüllte produzierenden Varietät ist die Koppelung nur partiell, die Faktoren können auch getrennt sein und 4. in letzterer Varietät werden die Faktoren in verschiedener Weise über die männlichen und weiblichen Gameten verteilt. Die männlichen Gameten nämlich sind unfähig diese Faktoren zu enthalten; die weiblichen enthalten beide, entweder den einen oder den anderen, oder keinen. Frost nun hat in seiner Publikation eine andere Deutung der Tatsachen gegeben. Nach ihm handelt es sich bei der Gefüllte produzierenden, einfachen Varietät nicht um eine partielle Koppelung von Faktoren und ungleiche Verteilung dieser Faktoren über die männlichen und weiblichen Gameten, sondern um einen Fall von selektiver partieller Sterilität. Im großen und ganzen nimmt er weiter das Folgende an: 1. Das Einfachsein wird von zwei Faktoren, S und S bedingt; 2. die konstant vererbende, einfache Form besitzt diese beide Faktoren; 3. in der

Gefüllte produzierenden Varietät fehlt ein Faktor S und der andere Faktor S ist entweder verändert in S' oder ein neu entstandener Faktor ist mit S vollkommen gekoppelt; 4. in der Gefüllte produzierenden Varietät sind alle einfach tragenden Pollenkörner und einige der einfach tragenden Eizellen funktionslos, infolge des Vorhandenseins von S' bzw. SX. Die Gefüllte produzierenden Gameten beider Art, welche die Anlage für Gefüllte produzieren besitzen, sind entwicklungsfähig. Nach Frost ist seine Auffassung wahrscheinlicher und besser auf Tatsachen gegründet. Verf. vergleicht ausführlich beide Hypothesen und betont, daß nicht nur die ihrige einfacher ist, wie ohne weiteres aus obenstehender Übersicht hervorgeht, sondern daß die Gründe, welche Frost zur Stütze seiner Hypothese anführt, ebensogut im Vorteil der ihrigen angewendet werden können. Dagegen sind der Verf. keine Tatsachen bekannt, welche die partielle Sterilität beweisen, wohl aber solche, die ihr Auftreten unwahrscheinlich machen.

Tine Tammes, Groningen.

**Frost, Howard, B. The inheritance of doubleness in Matthiola and Petunia I. The hypotheses.** The American Naturalist Vol. 49, p. 623—635.

Verf. sieht in den bisher aufgestellten Hypothesen über die „gefüllte produzierenden“ Rassen bei *Matthiola* (Saunders, Goldschmidt) keine genügende Erklärung dieser Erscheinung und versucht diese nun selbst zu erbringen. Es handelt sich um die folgenden Punkte:

1. daß durch den Pollen der „gefüllte produzierenden“ Rassen der oder die Faktoren für „einfach“ nicht übertragen werden,
2. daß die „gefüllte produzierenden“ Rassen immer etwas mehr als 50% gefüllte hervorbringen.

Punkt 1 faßt Frost auf als den Fall einer Hybride mit selektiver Sterilität der Pollenkörper, bedingt durch den Faktor S für „einfach“, oder einem Vernichtungsfaktor, der mit diesem gekoppelt ist.

Bei eingehenden Untersuchungen der Antheren wurden nur, auch in den Teilungsvorgängen normale Pollenkörper gefunden, bei denen eine spätere Degeneration nicht anzunehmen ist. Deshalb wird vom Verf. als Grund der Sterilität ein schwaches Wachstum der Pollenschläuche angenommen, wie sich überhaupt die einfach blühenden Pflanzen durch schwächeres Wachstum auszeichnen. Keimungsversuche scheinen nicht vorzuliegen.

Zur Erklärung des zweiten Punktes wäre 1. „eine leichte Tendenz für selektive Elimination der S-tragenden Eianlagen“ anzunehmen, 2. konnten die s-tragenden Eianlagen häufiger befruchtet werden oder 3. kann eine selektive Elimination der Ss-Embryonen zu dem auffallenden Resultat führen.

Zum Beweis dieser Annahmen wird angeführt, daß die „gefüllte produzierenden“ Rassen als Samen länger lebensfähig sind als die ungefüllten. (Miss Saunders. Journal of Genetics I, p. 362.) Ebenso hat Miss Saunders (in derselben Arbeit) einen größeren Prozentsatz gefüllter als ungefüllter Levkojen aus schlechtem Samen bekommen, auch wenn dieser frisch war. De Vries (Species and varieties 1906, p. 335) führt an, daß Samenzüchter die samenträgenden Pflanzen verkümmern lassen, um dadurch mehr gefüllte Nachkommen zu erzielen. Frost (Amer. Breeders Assoc. Rpt. 6, 1911) selbst hat endlich bei einer Varietät festgestellt, daß durch hohe Temperaturen ein Nichtblühen der Pflanzen stärker bei den einfachen als bei den gefüllten ausgelöst wird, dasselbe zeigte sich durch warmes Wetter bei Feldkulturen. Bei diesen Kulturen hatten die gefüllten Formen größere Blätter und waren

als junge Pflanzen entschieden größer als die einfachen Formen. Es scheint, daß die ss-Pflanzen allgemein kräftiger als die Ss-Pflanzen und diesen überlegen sind, und „eine ähnliche Verschiedenheit mag zwischen S- und s-Gameten existieren“. „Auf diesen Tatsachen beruht wahrscheinlich die Eigentümlichkeit der beobachteten Zahlenverhältnisse.“

Verf. stellt folgende Hypothesen über den Ursprung der „gefüllte produzierenden“ Rassen auf. 1. Daß die Mutation, durch welche „gefüllte produzierende“ aus einfachen Rassen entstanden, eine simultane oder konsequente Veränderung des S-Faktors oder die Produktion eines mit S gekoppelten Vernichtungsfaktors in sich schließt. In beiden Fällen würde Pollenbildung bei Gegenwart von S unmöglich.

2. Daß die Rassen, aus denen die „gefüllte produzierenden“ hervorgingen, einen S-Faktor besaßen, der schon ursprünglich verschieden war von dem der bekannten rein einfachen Rassen, „ein S-Faktor, ursprünglich schon unvereinbar mit der Ausbildung von gutem Pollen in einer Ss-Pflanze“.

Oder auch, daß diese Rassen schon den erwähnten Vernichtungsfaktor ursprünglich besaßen.

Wenn diese, unter 2 angeführte Annahme richtig ist, folgert der Verf., daß solche einfachen Formen existieren müßten, die dann bei Kreuzungen mit „gefüllte produzierenden“ in  $F_2$  statt 3 einf. : 1 gefüllt, annähernd 1 : 1 geben würden.

Auch für *Petunia* nimmt der Verf. ähnliche Verhältnisse an. Hier ist der Faktor für gefüllt dominierend über einfach, wie auch Goldschmidt und Belling annehmen. Meist tritt die einfache Form in der Mehrzahl gegenüber der gefüllten auf, auch hier scheint die heterozygote Form die vegetativ schwächere zu sein. Das Zahlenverhältnis 1 : 1 ist bedingt durch selektive Elimination der gefüllten Pflanzen. Bei *Matthiola* und *Petunia* treten uns nach Ansicht des Verf. scheinbar Hybriden entgegen, die nicht durch Kreuzung, sondern durch Mutation entstanden sind.

Es entsteht die Frage, auch im Hinblick auf *Oenothera*, ob Hybridisation die Ursache der Mutation, oder Mutation eine bedeutende Ursache der Hybridisation ist.

v. Graevenitz.

**Gates, R. R. On pairs of species.** Botan. Gazette, Vol. 61, 1916, p. 177—212.  
With 12 plates.

Verf. betont, daß ein eingehendes Studium von dem genetischen Zusammenhang bestimmter Arten erwünscht sei, denn ungeachtet der vielen Spekulationen und experimentellen Arbeiten über die Evolution hat man bis jetzt fast noch nicht versucht zu zeigen, in welcher Weise die eine lebende wilde Art aus einer anderen bestimmten oder aus dem gemeinschaftlichen Vorfahren entstanden ist. Verf. selbst hat einen Anfang mit Untersuchungen in dieser Richtung gemacht, indem er die verschiedenen Beziehungen zwischen Paaren von Spezies desselben Genus an Herbarmaterial studierte. Dabei hat er versucht durch Analyse und Vergleichung der Merkmale und Verbreitung der Species eines Paares auszufinden ob auf diesem Wege einiges über das Entstehen dieser Artenpaare abgeleitet werden könne. Das gegenseitige Verhalten der studierten Arten war bei den verschiedenen Paaren ein sehr verschiedenes, sowohl was die Merkmale als was die Verbreitung betrifft. Die beiden Arten eines Paares kamen entweder in derselben oder in benachbarten Gegenden vor oder waren weit voneinander getrennt. Sie unter-

schieden sich entweder durch wenige scharf definierbaren oder durch mehrere schwer zu analysierenden Merkmale, oder auch die eine Art war eine Riesenform der anderen. Verf. studierte acht Paare und die wichtigsten seiner Resultate und Schlußfolgerungen sind die folgenden.

*Spiranthes cernua* ist eine tetraploide Riesenform von *S. gracilis* oder von einer verwandten Art. *Maianthemum dilatum* ist vielleicht eine Zell-Riesenform von *M. bifolium* und *Actaea rubra* var. *gigantea* wahrscheinlich von *A. rubra*. *Clintonia borealis* und *C. umbellata* sind die einzige übriggebliebenen einer ganzen Serie von Formen. *Streptopus amplexifolius* und *S. roseus* unterscheiden sich voneinander durch vier wichtige Merkmale. Wahrscheinlich sind sie durch eine Reihe von Mutationen aus einem gemeinschaftlichen Vorfahren entstanden, indem die gebildeten Kreuzungsprodukte ausstarben und schließlich nur diese beiden Arten übrig blieben. Die Unterschiede zwischen *Ranunculus abortivus* und *R. allegheniensis* deuten darauf hin, daß letzterer aus dem ersten durch eine einzige positive Mutation entstanden ist; während *Actaea alba* wahrscheinlich durch zwei Mutationen aus *A. rubra* hervorgegangen ist. *Spiraea tomentosa* bildet in einem Teil seines Verbreitungsgebietes ein Paar mit *S. alba* und in einem anderen Teil mit *S. latifolia*; aber dennoch ist die Verwandtschaft von *S. tomentosa* mit den anderen Species nur eine entferntere und ist *S. tomentosa* aus einer filzigen Form entstanden, welche fossil in Alaska vorkommt.

Tine Tammes, Groningen.

**Child, C. M. Studies on the dynamics of morphogenesis in experimental reproduction and inheritance. 9. The control of head-form and head-frequency in Planaria by means of potassium cyanide.** Journ. of experimental Zoology, Vol. 21, 1916, p. 101—125.

Seit mehreren Jahren ist Verf. beschäftigt mit Untersuchungen über die Bildung des Kopfes durch isolierte Körperteile bei *Planaria dorotocephala*. In der vorliegenden Publikation wird der Einfluß von KCN auf die Bildung und die Form des Kopfes besprochen. Der Gegenstand fällt außer dem Rahmen dieser Zeitschrift und es soll hier nur darauf hingewiesen werden, weil in der Serie von Untersuchungen, dem Titel nach, auch Erblichkeitsfragen behandelt werden sollen.

Tine Tammes, Groningen.

**Sirks, M. J. Stérilité, auto-inconceptibilité et différentiation sexuelle physiologique. (Sterilität, Selbstunempfänglichkeit und physiologische Geschlechtsdifferentiation.)** Archives néerlandaises des Sciences exactes et naturelles. Serie III B, Tome III, p. 205—234, 1917.

Unter dem Namen Sterilität sind in der botanischen Literatur sehr heterogene Erscheinungen zusammengeworfen worden. Um in dieser verwickelten Sachlage einige Klärung zu schaffen, habe ich in obengenannter Arbeit versucht, der Bedeutung des Wortes Sterilität eine scharfe Um schreibung beizulegen, welche wie folgt ins Deutsche übertragen werden konnte: „Sterilität ist die Erscheinung, daß Organismen oder Organismenteile, welche anscheinend zur Fortpflanzung bestimmt sind, degenerieren und ganz des Entwicklungs- sowie des Vermehrungsvermögens entbehren.“ In dieser Weise begrenzt, ist die Sterilität eine in der Natur des Organismus inhärente Eigenschaft; sie kann durch keine äußeren Umstände beseitigt werden. Eine weitere Einteilung der manchen Sterilitätserscheinungen wird nun vorläufig versucht nach den Stellen der Pflanze, wo die Degeneration sich bemerklich

macht und zwar in dieser Weise: a) Gametensterilität mit vier Möglichkeiten: 1. Partielle unilaterale Gametensterilität, 2. partielle bilaterale, 3. totale unilaterale und 4. totale bilaterale Gametensterilität. Daneben b) Zygotensterilität. Einige Beispiele dieser verschiedenen Fälle werden der Literatur entnommen.

Ganz anders aber verhält sich die Erscheinung, welche als Selbststerilität bekannt ist. Diese Erscheinung hat mit der echten Sterilität, wie sie oben umschrieben wurde, nichts gemeinsam; der Name ist also sehr unangebracht. Deshalb habe ich vorgeschlagen, diesen Namen durch einen anderen zu ersetzen und die bis jetzt als Selbststerilität bekannte Erscheinung in Zukunft als Selbstunempfänglichkeit (Holländisch zelfonbevruchtbaarheid; Französisch auto-inconceptibilité; Englisch selfimpotence) zu bezeichnen.

Über die genannte Erscheinung liegt eine größere Literatur vor, besonders über die Vererbbarkeit der Selbstunempfänglichkeit, seitdem Correns darüber seine weitbekannten Versuche mit *Cardamine pratensis* veröffentlicht hat. Diese Literatur wird in vorliegender Arbeit berücksichtigt, und besonders wird darauf hingewiesen, daß die anscheinend einfache Erklärung der Verhältnisse, welche Correns gegeben hat, der tatsächlichen Sachlage nicht entspricht, wie schon aus den Ergebnissen von Correns hervorgehen kann.

Im Jahre 1913 sind von mir Versuche über die Vererbbarkeit der Selbstunempfänglichkeit angestellt worden, welche, teilweise abgeschlossen, in vorliegender Arbeit beschrieben wurden. Als Versuchsmaterial diente *Verbascum phoeniceum*, welche Pflanze aus manchen Gründen (leichte Zucht, großer Samenertrag, reiche Blütenmenge usw.) zu diesen Versuchen sehr bequem ist. In der Weise, wie auch Correns gearbeitet hat, habe auch ich die Sache geprüft; die Ergebnisse waren aber sehr viel verwickelter, als sie nach der Corrensschen Auffassung sich verhalten sollten. Eine scharfe Klassenverteilung wurde nirgends beobachtet; dennoch gab es gewisse Beziehungen zwischen den Zahlen gelungener und mißlungener Befruchtungsversuche. Aus der Gruppe 1914, 1022, welche die ganze Nachkommenschaft eines einzigen Elternpaars enthielt, seien hier vier Pflanzen entnommen, deren Ergebnisse besonders einleuchtend waren. Zwei dieser Pflanzen gaben, wenn sie als Mutterpflanze dienten, auf jede vier Bestäubungen nur ungefähr eine gelungene (genau 0,93 und 0,75), als Vaterpflanze dagegen ungefähr drei gelungene Bestäubungen aus jeder Vierzahl (genau 3,00 und 3,31). Demgegenüber verhielten sich die beiden anderen Pflanzen gerade umgekehrt: aus jeden vier ergaben sie als Mutterpflanzen drei gelungene Bestäubungen (3,14 und 2,94) und als Vaterpflanze eins (0,81 und 0,60). Die ganze Menge der übrigen Pflanzen standen zwischen diesen beiden Extremen ein; sie bildeten eine kontinuierliche Reihe von Individuen, deren „Befruchtungskoeffizienten“ als Vaterpflanze schwankten zwischen 3,14 und 0,72, als Mutterpflanze zwischen 3,31 und 0,60. Die Mehrzahl der Pflanzen hatte für diese beide Richtungen Koeffizienten, welche zwischen 1,75 und 2,25 liegen.

Die Erklärung dieser Erscheinungen läßt sich nicht ganz so leicht bringen: Vorläufig neige ich zu der Auffassung, daß die Erscheinung der Selbstunempfänglichkeit mit der Geschlechtsdifferentiation zusammenhänge und wir in den genannten Erscheinungen eine Geschlechtsdifferentiation physiologischer Natur sehen dürfen. In dieser Beziehung wird in der Arbeit noch einige Literatur über die Geschlechtsdifferentiation besprochen und darauf hingewiesen, daß die Entscheidung dieser Erscheinung jetzt auf rein physiologischem Boden liegt.

M. J. Sirks, Wageningen.

**Kajanus. Zur Genetik der Samen von Phaseolus vulgaris.** Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. II. 1913, S. 378—388.

Eine Zusammenfassung von Beobachtungen an Phaseolussamen.

1. „Über einige Spaltungen (wahrscheinlich) nach spontaner Bastardierung“.

Bei den Nachkommen einer Pflanze mit schwarz marmoriertem Samen aus einem schwarzmarmorierten Samen der Sorte Métis (halb schwarz, halb weiß) trat das von Tschermak in einem analogen Fall aufgestellte Verhältnis: 6 gleichmäßig pigmentiert, 6 marmoriert, 4 weiß, nicht auf, es waren 30 Pflanzen mit gleichmäßig pigmentiertem Samen, 32 mit marmoriertem und 26 mit weißem Samen. Kajanus nimmt wohl an, daß die marmorierten Samentypen hier heterozygotisch sind, er bezweifelt aber das Vorhandensein eines Marmorierungsfaktors, sondern sagt, daß es ebenso verständlich sei wenn man die Marmorierung durch Heterozygotie hervorgerufen annimmt, z. B. wie Plate denkt, daß ein Faktor, der heterozygotisch Marmorierung bewirkt, ein „Verteilungsfaktor“ ist, der homozygotisch eine gleichmäßige Färbung hervorruft.

Doch stimmt Kajanus Plate nicht bei in der Ansicht, daß Marmorierung bei Bohnen ein Beispiel schwankender Potenz eines Faktors sei. — Die konstante Marmorierung bildet verschiedene Typen, die gleichzeitig auftreten können wie Marmorierung und Streifung. Dies spricht für das Vorhandensein verschiedener Anlagen. Die inkonstante Marmorierung zeigt dagegen immer nur denselben Zeichnungstypus. Auch sind in beiden Fällen die Farbennuancen verschieden voneinander. Auch Plates Meinung, daß bei einer konstanten Marmorierung der betreffende Faktor „selbst im Duplexstadium keine gleichmäßige Pigmentierung hervorruft“, ist nicht immer stichhaltig, es dominiert manchmal (wie in einem der hier angeführten Fälle) die Marmorierung gegenüber der gleichmäßigen Verteilung der Farbe.

Shull gibt bei der Spaltung inkonstanter Marmorierung das Verhältnis 6 : 6 : 4 an, doch stimmt dies nicht mit des Verf. Beobachtungen überein.

Bei einer Bastardierung zeigten die Nachkommen die Marmorierung in verschiedener Ausdehnung. Hier sind 3 Ausdehnungsfaktoren anzunehmen. 1. Marmorierung nur um den Nabel, 2. Marmorierung auf der Hälfte, 3. volle Marmorierung.

Eine Spaltung braungelb-zitronengelb ergab Dominanz der braunen Farbe. Braune Punktierung scheint vererbbar.

2. „Über die mehr oder weniger kontinuierliche Färbung der violettmarmorierten Samentypen (obscuratum-Erscheinung)“.

Die obscuratum-Erscheinung ist wahrscheinlich (aus angeführten Beispielen ersichtlich) von Entwicklungsbedingungen abhängig, sie läßt sich durch Auslese nur steigern, nicht bestimmen, scheint dem Merkmal bei *Pisum arvense* analog zu sein, nur wird die Färbung dort ganz kontinuierlich, was bei Phaseolus nie der Fall ist.

Einige Beobachtungen über die Lokalisierung der Samenfarbe werden zum Schluß noch mitgeteilt. In den Palissadenzellen findet sich schwarz, blau, braun, violett und zitronengelb, in den Wänden der Palissadenzellen orangebraun bis braungelb. Hellgrün und rötlichgelb hingegen wurde in den Parenchymzellen gefunden. v. Graevenitz.

**Lehmann, E. 1916. Bakterienmutationen. Allogonie. Klonumbildungen.** Centralbl. Bakt. II. Abt., Origin. 77, S. 289—300.

Der Streit um die Bezeichnung der mit Sicherheit experimentell festgestellten Veränderungen der Bakterien als „Mutationen“ ist ein Wortstreit

geworden und daher von verschiedenen Seiten das Bedürfnis empfunden, eine eindeutige Bezeichnung für den uns jetzt geläufigen Begriff der „Bakterienmutationen“ einzuführen.

Bezeichnet man als „Mutation“ die Änderung eines Genes, die im Organismus also eine Veränderung hervorruft, die nicht auf Kombination oder Umgruppierung vorhandener Gene beruht, so folgt daraus, daß man von Mutation nur da sprechen kann, wo sich Gene nachweisen lassen. Gene erkennen wir aber nur durch die Bastardanalyse, sie sind geknüpft an die Gametenbildung, also an sexuelle Vermehrung. Für die Nachkommenschaft bei asexueller Vermehrung, solange sie ihre einheitliche Reaktionsweise beibehält, hat Webber den Ausdruck Klon geprägt. Bei Klonen läßt sich über Vererbungserscheinungen auf genotypischer Grundlage nichts aussagen, also auch von Mutationen nicht sprechen. Der Verf. schlägt daher für die Veränderungen bei Bakterien den Namen: Klonumbildungen vor<sup>1)</sup>.

Jollos hat folgende Variationsreihe aufgestellt:

1. durch äußere Bedingungen erzielte, leicht reversible Modifikationen,
2. Modifikationen mit Nachwirkung (*Paramaecium*—Jennings; *Bacillus prodigiosus*—Wolff),
3. Dauermodifikationen (*Paramaecium*—Jollos; Efeu-Blütenprosse—Baur), die bei vegetativer Vermehrung konstant sind, durch den Sexualakt aber wieder rückgängig gemacht werden.

Diese Dauermodifikationen sind als eine Gruppe von Klonumbildungen anzusehen. Bei Bakterien, wo nur vegetative Fortpflanzung bekannt ist, kann man daher nur von Klonumbildungen sprechen. Bei Organismen mit sexueller Fortpflanzung, wo wir also Gene kennen, kann es daneben noch Mutationen geben. Die Bezeichnung Mutation, die als geologischer Begriff vor de Vries bereits vergeben war, möchte Verf. nach dem Vorgange Reinkes durch Allogonie ersetzen. Ob sich das jetzt noch erreichen läßt, nachdem sich an die „Mutationstheorie“ eine so ungeheure Literatur geschlossen, ist doch sehr fraglich. Der Ausdruck Klonumbildung erscheint Ref. formal nicht glücklich gewählt, weil er neben den präzisen Wortbildungen: Modifikation, Mutation, Variation, auch Allogonie u. a. einer einfachen Übernahme in die andern Sprachen Schwierigkeiten entgegengesetzt.

E. Schiemann.

**Revis, C. 1913. Variation in *Bacterium coli*. Proc. Royal Soc. London B. 86, p. 373—376.**

Bei früheren Versuchen war durch Kultur von *Bacterium coli* auf Malachitgrün-haltigem Nährmedium dauernder Verlust von Gasbildung auf den gewöhnlichen Kulturmedien beobachtet worden. Die Versuche wurden mit Brillantgrün wiederholt. Es resultierten von einer durch das Plattengußverfahren gewonnenen Reinkultur aus dem typischen zwei abweichende Stämme, die sich nur physiologisch durch geringeres Gärvermögen von diesem unterscheiden.

Die erste Abart war sofort konstant und durch verhältnismäßig geringfügige Abweichungen im Gärvermögen ausgezeichnet, jeden weiteren Versuchen gegenüber aber beständig.

Die zweite Abart war in einer längeren Reihe von Überimpfungen noch weiter wandelbar, bis schließlich auch ein völlig konstanter und physiologisch stark von der Stammart abweichender Typ daraus hervorging.

<sup>1)</sup> Vergl. das Referat des Verf. diese Zeitschrift 16, S. 187, 1916.

Die Veränderung wird durch Verlust von Enzymen erklärt, die der Verf. infolgedessen nicht als integralen Bestandteil des Zellprotoplasmas ansieht; sie können daher vermutlich unter Umständen ebenso neugebildet werden, wie sie hier verloren gegangen sind. E. Schiemann.

**Simon, J. 1914. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosen-Wurzelbakterien.** Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde, II. Abt., 41, S. 470—479.

Der Verf. ist der Frage nach der Artspezifität der Leguminosenwurzelbakterien durch Pflanzenimpfversuche näher getreten. Die Leguminosen wurden in sterilen stickstoffarmen Medien kultiviert und mit Reinkulturen von eigens aus Knöllchen gezüchteten Bakterien, die bezüglich ihrer Wirksamkeit und Reinheit durch Plattenguß und Infektionsversuche geprüft waren, geimpft. In einer übersichtlichen Tabelle sind die Resultate dargestellt, in der die verwandtschaftlichen Verhältnisse der geprüften Bakterien sehr deutlich zum Ausdruck kommen.

Eine Sonderstellung nimmt unter den einheimischen Pflanzen *Phaseolus vulgaris* ein, dessen Bakterien so stark spezialisiert sind, daß weder eine Infektion von *Phaseolus* mit den Bakterien von *Lupinus*, *Ornithopus*, *Pisum sativum*, *Vicia sativa*, *Soja hispida* gelang, noch die Infektion dieser Pflanzen, sowie von *Trifolium*, *Pisum arvense*, *Vicia faba* u. a. mit Bakterien von *Phaseolus*. Ebenso streng spezialisiert sind die ausländischen: *Soja*, *Arachis*, *Robinia*, *Vigna*, *Dolichos*, während die Trifolieen untereinander und in hohem Maße die Viciaen ihre Verwandtschaft durch gegenseitige Infektionsmöglichkeit verraten. *Cicer* z. B. gibt geimpft mit Bakterien von *Vicia sativa* und *Pisum sativum* ein positives Resultat. Während morphologische Unterschiede zwischen den Bakterien nicht festzustellen sind, zeigen sich nach obigem deutliche spezifische Unterschiede physiologischer Natur, die wohl auf verschiedener chemischer Zusammensetzung des Plasmas beruhen.

Die Arbeit reiht sich in dieser Hinsicht an die hier (Bd. XIII, 297; vergl. auch Tschermack, ref. Bd. XVIII, S. 49) referierten serologischen Arbeiten an. Die serologische Methode, speziell Agglutinationsversuche sind mit Leguminosenbakterien schon 1912 von Zipfel zum Zweck der Aufdeckung der Verwandtschaftsverhältnisse gemacht worden. Der Verf. hat sie, z. T. in Gemeinschaft mit Krüger, zum Vergleich mit seinen Infektions- oder, wie er sagt, Pflanzenversuchen herangezogen und im allgemeinen die dortigen Resultate bestätigt gefunden. Insbesondere nimmt auch hier *Phaseolus* eine Sonderstellung ein, abweichend von Zipfels Resultaten, der zwischen *Phaseolus* und *Pisum* Agglutination erhielt. Abweichend von den Pflanzenversuchen, aber in Übereinstimmung mit Zipfel, und endlich bestätigt durch das Präzipitationsverfahren, konnte zwischen *Vicia faba* einerseits, *Vicia sativa* und *Pisum sativum* andererseits keine Verwandtschaft durch Agglutination bewiesen werden, während im Infektionsversuch *Vicia faba* und *Vicia sativa* — *Pisum sativum* sich vertreten können.

Der Verf. spricht auf Grund dieser Differenzen der Agglutinationsmethode nicht eine entscheidende Stellung für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse bei den Pflanzen zu. Denn während hier bei dem Infektionsversuch nur die physiologischen Eigenschaften des Bakteriums selber zur Betätigung kommen, werden im Tierversuch die biologisch-chemischen Wirkungen der Bakterien, losgelöst von ihrem Lebensprozeß, beansprucht; die serologische und physiologische Wirkung können sich decken (*Phaseolus*),

sie brauchen es aber nicht (*Vicia faba*), somit kann die serologische Methode zwar wertvolle Auskünfte geben, aber nicht ausschlaggebend sein.

In den serologischen Versuchen kommt m. E. einerseits die Sonderstellung von *Vicia faba* unter den Vicieen schön zum Ausdruck, die im Infektionsversuch ganz verdeckt ist; auch sprechen sehr für ihren Wert die Resultate, die Zade bezüglich der Verwandtschaftsverhältnisse speziell bei *Triticum* erzielte. Andererseits ist nicht zu vergessen, daß Gohlke (vergl. das Ref. XIII, S. 298) Reaktion nicht nur zwischen Arten der Gattung *Vicia*, sondern auch zwischen *Vicia*, *Lens* und *Lathyrus*, ja zwischen diesen und *Phaseolus* fand, was mit Zipfels Befunden übereinstimmt; Simon dagegen meint, Zipfels abweichende Resultate damit zu erklären, daß dieser nicht mit Reinkulturen gearbeitet habe, die bei Leguminosenbakterien schwer zu erzielen sind.

Hat daher die obige Argumentation betr. den Wert der serologischen Artunterscheidungsmethode viel für sich, so enthalten die Arbeiten doch noch soviel Widersprüche, daß weitere Versuche notwendig sind.

Wildwachsende exotische Leguminosen bilden bei uns Knöllchen, ebenso *Ornithopus sativa* schon beim ersten Anbau, wenn auch nur spärlich; die exotischen Kulturpflanzen dagegen nicht. Dies zwingt Verf. zur Annahme einer neutralen Form des *Bact. radicicola*, aus der durch Anpassung dann die hochspezialisierten Formen hervorgegangen seien, die man nicht mehr als bloße Varietäten, sondern als differente Arten ansprechen muß.

Im Anschluß hieran sei auf die Bodenimpfversuche von Christensen (Centralbl. f. Bakt., II, 46, 1916, S. 282) verwiesen; dieser erzielte starke Knöllchenbildung bei *Medicago sativa* und *lupulina* auf den Versuchsfeldern in Kopenhagen, sowohl mit Impferde als auch mit Bakterienkulturen, die aus dänischen und Münchener Versuchsstationen stammten, während die Bakterienkulturen von den gleichen Pflanzen aus amerikanischer Quelle (Washington) wirkungslos blieben — was auch für eine starke Spezialisierung der Bakterien spricht.

Die Frage, ob man es bei den Wurzelbakterien der Leguminosen mit Arten oder Modifikationen zu tun hat, wird somit in dem Sinne beantwortet, daß es sich um hochspezialisierte Anpassungsformen handelt. Wie sich diese bei Kreuzung verhalten, soll geprüft werden. E. Schiemann.

**Reese, A. N. Variations in the vermillion-spotted Newt, *Diemyctylus virescens*. American Naturalist. L. 1916, p. 316—320.**

Eine sehr kurzgefaßte Beschreibung mit Abbildungen der verschiedenen vom Verf. gefundenen Färbungsvariationen des zinnoberfleckigen Wassermolches. Auf der olivgrünen Hautfarbe des Tieres sind die zinnoberroten, schwarzgerandeten Flecken deutlich hervorgehoben. Zahl, Größe und Anordnung der Flecken sind so außerordentlich verschieden, daß nicht zwei ungefähr übereinstimmende Tiere aufgefunden werden konnten. Züchtungsversuche sind vom Verf. nicht mitgeteilt werden.

M. J. Sirks, Wageningen.

**Kroon, H. M. De kruisingen in de huistierteelt in Nederland, getoetst aan de tegenwoordige begrippen over erfelykheid. (Die Bedeutung der Bastardierung in der Niederländischen Haustierzüchtung, an dem gegenwärtigen Vererbungsstandpunkte geprüft.) Mededeelingen der Vereeniging tot bevordering van wetenschappelyke teelt in Nederland. 6. 1917, 62 pp. Preis 2 Gulden.**

Selbstverständlich nimmt diese Broschüre besonders auf niederländische Verhältnisse Rücksicht; sie ist aber auch vielleicht in den angrenzenden Ländern von Interesse, weshalb hier kurz darauf hingewiesen werden darf. Die Arbeit zerfällt in zwei Teile: einen allgemeinen und einen speziellen. Der allgemeine Teil enthält eine kurze Einführung in die moderne Vererbungslehre, wobei aber die Theorie ganz mit Rücksicht auf ihre Anwendung zu fünf verschiedenen Kreuzungszwecken besprochen wird: 1. Die Kreuzung als Mittel halbblütige Nutztiere herzustellen; 2. Die Kreuzung als Mittel zur allmählichen Verdrängung einer bestehenden Rasse durch eine andere Rasse; 3. Die Kreuzung als Mittel zur Einführung einer oder einiger wenigen Eigenschaften in eine Rasse, welcher diese Eigenschaften fehlten; 4. Die Kreuzung als Mittel zur Herstellung neuer Rassen, in welche verschiedene aus verschiedenen Rassen entnommenen Eigenschaften zusammengetragen sind; 5. Die wilde Kreuzung, welcher System und vielfach auch fest umschriebenes Ziel abgeht.

Theoretische Betrachtungen über diese fünf Abschnitte bilden den allgemeinen Teil; im speziellen sind die theoretischen Grundlagen verwertet mit Hinsicht auf Pferdezüchtung, Rinderzüchtung, Schafzüchtung, Ziegenzüchtung, Schweinezüchtung. In jeder dieser Züchtungsabteilungen wird aufs neue auf die Bedeutung der fünf Kreuzungsmöglichkeiten hingewiesen, wobei immer die praktische Seite der Sache hervorgehoben wird. Der Züchter kann aus diesem Büchlein manche richtige Züchtungsanweisung entnehmen.

M. J. Sirks, Wageningen.

**Nichols, J. T. On primarily unadaptive variants.** American Naturalist. L. 1916, p. 565—574.

Gestützt auf eine große Menge zoogeographischer Beobachtungen, welche in ihrer Gesamtheit auf die Richtigkeit seiner Darlegungen hinweisen sollen, stellt Verf. eine Hypothese auf bezüglich der Verbreitung verwandter Tierformen. Das Beweismaterial wird den vererbten Varianten entnommen (Tierformen oder Spezies, welche mehrweniger verwandt, aber dennoch unter sich verschieden sind) geographischer Art, welche aber nicht direkte oder augenfällige Anpassungen an die Lebensverhältnisse darstellen. Es gibt eine Anzahl derartiger Varianten: „Anliegende Rassen oder Spezies“ (adjacent races or species) sind entsprechende Formen, welche angrenzende Gebiete bewohnen; Fremde Zwischenformen (foreign intermediates) halten in Struktur und Ausbildung die Mitte zwischen anliegenden Formen, leben aber in einander fernliegenden Gebieten; Komplementärformen (complements) sind einander nahe verwandt, bewohnen dasselbe Gebiet und sind nur durch oberflächliche Merkmale voneinander abweichend; Hervorragende Formen (outcrops) sind geographisch geschieden, zeigen aber größere Übereinstimmung (welche nicht auf Anpassung an die Lebensverhältnisse beruht), als ihr Verwandtschaftsgrad vermuten läßt.

Die vom Verf. begründete Hypothese besagt, daß, vermutlich ihrer Konkurrenz zufolge, engverwandte Formen Antagonisten sind. Das heißt, wenn sie einander geographisch berühren, so streben sie nach einer Unterscheidung in oberflächlichen Merkmalen. Wenn diese Hypothese, welche manchen Tatsachen entspricht, angenommen wird, so folgt daraus ein zentripetaler Evolutionsfaktor, welcher den zentripetalen Blutverwandtschaftsneigungen entgegenarbeitet. Verf. versucht die Bedeutung dieser beiden Faktoren zu beleuchten und aus ihnen das grundsätzliche Leitungs motiv der Evolutionsregulierung herzuleiten.

M. J. Sirks, Wageningen.

**Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre**

# Scary!

*ammittungsfreie  
auf Grund der unifaktur charakteristische  
Effekte auf  
Vorstandsemanzipation  
Rechtsfähigkeit w.  
Rechtsgeschäft mit  
einem Unternehmen  
Rechtsgeschäft mit einer  
Firma*

BAND XX HEFT 2

JANUAR 1919

ZEITSCHRIFT  
FÜR  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
UND  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEgeben VON

E. BAUR (POTSDAM), C. CORRENS (DAHLEM-BERLIN), V. HAECKER (HALLE),  
G. STEINMANN (BONN), R. v. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (POTSDAM)

LEIPZIG  
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER  
1919

# Die Bößische Zeitung

bereitet die Politik der Zukunft vor. Auf dem Boden liberaler Weltanschauung hilft sie die neuen Wege bahnen, die die auswärtige und innere Politik des neuen Deutschland gehen müssen. Stark nach außen und frei im Innern soll dieses Deutschland sein. Die Politik der Bößischen Zeitung will das Lebenskräftige, Zukunftsbereiche erhalten, Neues mit aufbauen helfen und nur das Morsche und Überlebte beseitigen. Die engen Schranken über lieferter Parteienungen sollen niedergelegt und damit Raum für die machtvolle Entfaltung aller liberalen Triebkräfte geschaffen werden, die dem Staatsgedannten im Reich und in den Bundesstaaten zu neuer Blüte helfen.

Die Politik der Bößischen Zeitung sieht für die Zukunft ein Volk vorans, das zur Ventung seiner Geschichte durch die Kenntnis des politischen Geschehens in der Welt befähigt ist. Deshalb steht der umfassende Nachrichtendienst der Bößischen Zeitung in innarem Zusammenhang mit ihrer politischen Kritik. Er soll es den Lesern ermöglichen, zu prüfen und zu wägen. Die politischen Aussäße wollen nicht die Meinungen der Leser in Zesseln schlagen, sondern denktgewohnten Männern und Frauen Anregung bieten.

Der literarische Teil der Bößischen Zeitung will für das Ergebnis der freien wissenschaftlichen Forschung und alle Gebiete des künstlerischen Schaffens Liebe und Verständnis weden. Der wirtschaftliche und finanzielle Teil der Bößischen Zeitung stellt sich in den Dienst der Pflege deutschen Geschäftsgespirts im Rahmen einer gesunden Volkswirtschaft. Er will durch eine Kritik, die frei von aller Kleinstlichkeit ist, und durch die Erforschung aller verfügbaren Nachrichtenquellen mithelfen am Wiederaufbau und an der Neuformung der deutschen Wirtschaft nach dem Krieg.

\*

Monatlich 3 Mark bei allen Postanstalten und  
beim Verlag Ullstein & Co., Berlin SW 68

## **II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste.**

Von **G. v. Ubisch**, Berlin-Lichterfelde.

Eingegangen 23. November 1917.

### **Einleitung.**

Diese Arbeit ist eine Erweiterung und Fortführung meiner beiden früheren Arbeiten über denselben Gegenstand: Analyse eines Falles von Bastardatavismus und Faktorenkoppelung bei Gerste (diese Zschr. XIV, S. 226—237, 1915) und Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste (diese Zschr. XVII, S. 120—152, 1916). Da ich die Arbeit in dieser Form als Faktorenanalyse voraussichtlich nicht weiterführen werde, habe ich auch allerlei Hypothetisches mit beschrieben in der Hoffnung, daß andere Forscher, die über dasselbe Thema arbeiten, vielleicht Klarheit in die Sache bringen können.

Die Ursache, die mich zu dieser Arbeit veranlaßte, war, wie ich schon 1916 betont habe, praktischer Natur. Ich habe mich daher auch bemüht, alle Spekulationen beiseite zu lassen, um die Lektüre für Praktiker nicht ganz ungenießbar zu machen. Es wird sich zeigen, daß eine ganze Anzahl theoretisch interessanter Fälle auftreten, auf die ich hoffe, in einer andern Arbeit zurückkommen zu können.

Die Verhältnisse liegen bei Gerste für eine Faktorenanalyse sehr günstig, da sie fast durchgängig blüht, wenn die Ähre noch in der Scheide sitzt, wir also keine Fremdbestäubung zu befürchten brauchen, ebensowenig wie Degenerationserscheinungen durch Inzucht. Obwohl ich sechs Jahre lang die verschiedensten Formen nebeneinander kultiviert habe, ist mir nie ein Fall von Fremdbestäubung vorgekommen. Das steht im Widerspruch mit dem, was vielfach in der Literatur über Neigung der Nutans-Formen zur Fremdbestäubung behauptet worden

ist. Dabei ist die Gefahr bei einem Zuchtbetrieb im großen lange nicht so groß wie bei mir, wo 100 verschiedene Beete zu je etwa 100 Pflanzen dicht nebeneinander kultiviert wurden. Bei meinen diesjährigen Versuchen, wo ich etwa 10000 Pflanzen gezogen habe, waren unter den reinen Linien keine „falschen“ Pflanzen, in den Beeten mit Kreuzungen drei. Bei allen dreien konnte ich mit absoluter Sicherheit sagen, in welches Beet sie gehörten. Es war regelmäßig eins der vorhergehenden. Da ich beim Auspflanzen nicht beständig dabei sein konnte, ist dieser Fehler leicht verständlich. Ich glaube daher, daß man vorsichtig sein sollte, ehe man bei Gerste von Fremdbestäubung redet, und es jedenfalls nur dann tun, wenn man von der tadellosen Beschaffenheit des Materials und der Kultur überzeugt sein kann.

### Kulturmethode.

Über meine Kulturmethode möchte ich einiges bemerken. Ich habe, da ich nur mit Sommergerste gearbeitet habe, die Körner um den 1. April in Töpfe oder ins kalte Mistbeet ausgesät und sie 14 Tage bis vier Wochen später ins freie Land pikiert. Dies etwas umständliche Verfahren wurde deshalb gewählt, weil ich keine Lücken durch unvollkommene Keimfähigkeit haben wollte, da der verschieden große Raum, den eine Pflanze zur Verfügung hat, viele Eigenschaften beeinflußt. Zum Auspflanzen bediente ich mich eines einfachen Rahmens, der mit Bindfäden überspannt war (Fig. 1). Die Breite entsprach der Breite meiner Beete = 1,05 m lichte Weite. Er wurde quer über das Beet gelegt und in die Mitte jedes Vierecks eine Pflanze pikiert. Der Abstand in der Reihe betrug 10 cm, der Reihen voneinander 15 cm. Die Anordnung der Bespannung war so gewählt, daß man, nachdem die letzte Reihe pikiert war, den Rahmen ohne Verletzung der Pflanzen so weiter legen konnte, daß die letzte Reihe jetzt die erste wurde.

Den Einfluß des Abstandes zeigt folgende kleine Tabelle, wo Pflanzen derselben reinen Linie H 40 und zwar von drei Pflanzen je ein

	Abstand weit	Abstand eng
Pflanzenhöhe . . . .	70,6 cm	62 cm
Grannenlänge . . . .	15,6 "	14,2 "
Bestockung . . . .	3,9 Halme	1,6 Halme
Ertrag pro 100 Pflanzen	191 g	62,9 g

Teil der Nachkommen im Abstand  $10 \times 15$  und ein Teil im Abstand  $5 \times 7,5$  cm ausgepflanzt wurden.

Man sieht aus der Zusammenstellung zweierlei: 1. daß für Vererbungsversuche nur unter ganz gleichen Bedingungen gezogene Pflanzen vergleichbar sind, 2. daß es sich für die Züchtung, die möglichst viel Nachkommen desselben Materials züchten will, empfiehlt, die Pflanzen nicht zu eng zu pflanzen. (Ein allzugroßer Abstand ist natürlich auch nicht zweckmäßig, weil dann die Ähren spät und zu ungleicher Zeit reifen, die Pflanzen sich gegenseitig nicht genügend gegen Wind und Wetter schützen, und der Boden nicht genügend ausgenutzt wird.)

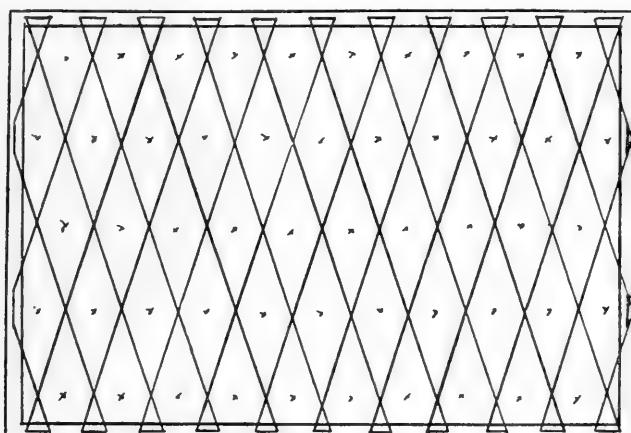


Fig. 1.

Es ist noch einem Einwande zu begegnen, der vielfach von Praktikern gemacht wird, daß nämlich unter so abnormen Bedingungen (säen, pikieren) gezogene Gerste sich abnorm verhalten müsse, und man aus ihr keine allgemeingültigen Schlüsse ziehen könne. Sie verhält sich nicht anders abnorm gegenüber feldmäßig gebauter Gerste als sich ein gut gehaltenes Feld einem schlecht gehaltenen gegenüber verhält: sie ist üppiger und ertragreicher, an den Eigenschaften wird nichts geändert.

Wir kommen damit zu einem anderen Punkte, der großen Abhängigkeit der Gerste von äußeren Einflüssen. Als Beispiel seien die mittleren Halmlängen (ohne Ähre) der reinen Linien im Jahre 1916 und 1917 gegeben. Sie sind nach der Länge von 1916 geordnet.

H	1916	1917	Reihenfolge 1917 bezogen auf 1916
34	52,6 cm	26,76 cm	1
11	71,6 "	31,1 "	2
37	74 "	46 "	7
10	80,1 "	39,72 "	5
40	92,5 "	46,98 "	8
29	103,6 "	37,3 "	4
20	105,4 "	34,25 "	3
9	111 "	49,65 "	9
4	118,3 "	44,77 "	6

Während also die Halmlängen 1916 von 52,6—118,3 cm variierten, variieren sie 1917 nur von 26,76—49,65 cm. Die längste Sorte ist 1917 noch nicht einmal so lang wie 1916 die kürzeste. Dazu kommt, daß die Reihenfolge nicht einmal dieselbe bleibt, H 37 steht 1916 an dritter, 1917 an siebenter Stelle usw. 1917 war bekanntlich ein abnorm trockener Sommer; in Petkus/Mark, wo die Pflanzen kultiviert wurden, gab es im April 25,4 mm, Mai 15,0 mm, Juni 17,4 mm Niederschläge und erst im Juli, als die Pflanzen z. T. schon geerntet waren, fielen 65,3 mm. 1916 hatte ich meine Kulturen in Luckenwalde/Mark. Einmal war das Jahr bedeutend feuchter, dann konnte ich sie in der ersten Entwicklungszeit öfters gießen.

Eine solche Abhängigkeit von äußeren Bedingungen, eine so große Modifikationsbreite, erschwert natürlich eine Analyse sehr, wenn man es, wie wir hier fast durchgängig, mit quantitativen Eigenschaften zu tun hat.

Bei der Auswertung meiner Resultate habe ich mich meist der graphischen Methode bedient, da sie die einzige zu sein scheint, die bei der Häufung von Faktoren und Faktorenkoppelungen ein einigermaßen übersichtliches Bild gibt. Indem ich die Elternpflanzen jedes Jahr in ungefähr 100 Exemplaren zum Vergleich mit gezogen habe, konnte ich mittels der Kurven stets feststellen, ob die Eltern sich in mehr als einem Faktorenpaar unterscheiden, ganz unabhängig von dem Spaltungsverhältnis. Nehmen wir ein konkretes Beispiel. Die Spaltung in  $F_2$  sei 3 : 1. Handelt es sich nur um ein Faktorenpaar, so muß die rezessive Kurve denselben Gipelpunkt haben wie der rezessive Elter, ja mit derselben Anzahl dieselbe Kurve geben. Die dominierende Kurve muß dagegen nach dem rezessiven Gebiet verschoben sein im Verhältnis zur Kurve des dominierenden Elter. Ist dies nicht der Fall, so

müssen mehrere Faktorenpaare im Spiel sein. Je nachdem, ob in  $F_2$ ,  $F_3$  usw. die rezessiven Kurven  $\geq P_1$  und die dominierenden  $\geq P_2$  sind, müssen verschieden viel Faktorenpaare angenommen werden, die die Eigenschaft modifizieren.

Zur Nomenklatur möchte ich nochmals bemerken, daß die reinen Linien als H (= *Hordeum*) 1—40 bezeichnet sind, die Kreuzungen und höheren Generationen zur Unterscheidung mit 01—0337. Am Schlusse der Arbeit befindet sich wieder eine Beschreibung der Linien, mit denen gearbeitet wurde.

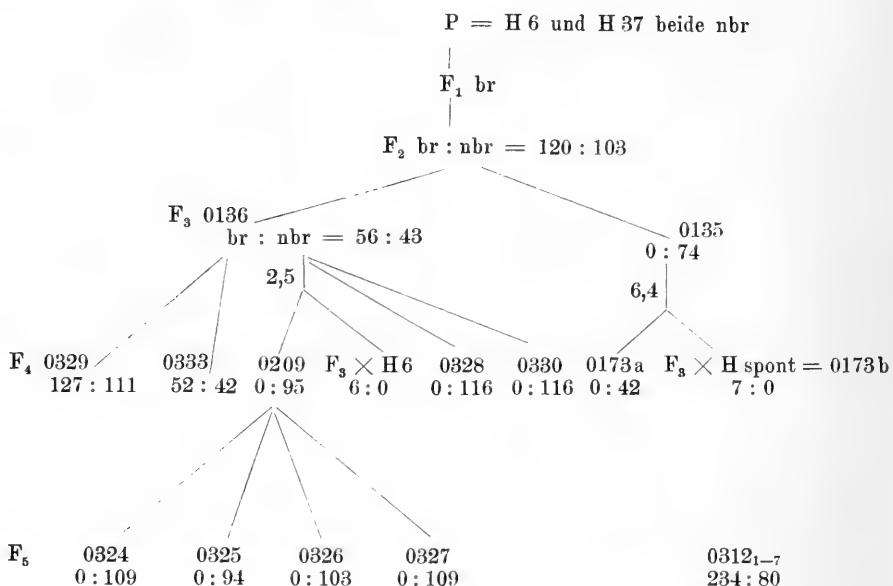
### I. Brüchigkeit der Spindel.

Ich habe 1915<sup>1)</sup> das Auftreten von Exemplaren mit brüchiger Spindel in Kreuzungen von Kulturgersten, die selbst nicht brechen, beschrieben und die Zahlenverhältnisse angegeben, unter denen diese neue Eigenschaft auftritt. Danach kommen in der zweiten Generation einer solchen Kreuzung neun brüchige auf sieben nichtbrüchige Exemplare. Bei diesem Zahlenverhältnis handelt es sich stets um zwei Faktorenpaare, die homo- oder heterozygotisch, aber gemeinsam vorhanden sein müssen, damit die neue Eigenschaft auftritt. Die Faktoren für Brüchigkeit waren B und R genannt worden. In der dritten Generation wird ein Teil der brüchigen Exemplare konstant brüchig bleiben (BBRR); ein Teil wird im Verhältnis 3 : 1 spalten (BBrR und BbRR), ein Teil schließlich wird wieder wie  $F_2$  spalten (BbRr). Die nichtbrüchigen Exemplare werden konstant nichtbrüchig bleiben, ihre Genenformel kann man nur durch Rückkreuzungen mit den Eltern oder anderen Formen bekannter Zusammensetzung feststellen.

1915 erstreckten sich meine Versuche erst bis  $F_2$ , ich habe jetzt die Analyse bis  $F_5$  weiter geführt und gebe auf S. 70 einen kleinen Stammbaum nebst den Spaltungszahlen wieder.

Daraus geht hervor, daß das Beet 0136 aus der  $F_3$ -Generation die Formel BbRr hatte, da es im Verhältnis 56 : 43 = 9 : 7 spaltet. Zwei brüchige Exemplare geben die  $F_4$ -Generationen 0329 und 0333, beide ebenfalls BbRr. Von den nichtbrüchigen Exemplaren aus  $F_3$  wurde eine (Reihe 2, Platz 5 des Beetes) mit H 6 rückgekreuzt und die nichtgekreuzten Ähren als 0209 ausgesät. Da alle sechs Pflanzen

<sup>1)</sup> G. v. Uebisch, Analyse eines Falles von Bastardataivismus und Faktorenkoppelung bei Gerste. Diese Zschr. Bd. XIV, Heft 3/4, S. 226—237, 1915; siehe auch Publ. 1916, S. 148—152.



der Rückkreuzung brechen, des Kontrollbeetes dagegen nicht, muß die Pflanze 0136<sub>2,5</sub> die Formel BBrr gehabt haben, da wir für H 6 die Formel bbRR angenommen hatten. Dieselbe Formel haben das F<sub>4</sub>-Beet 0209 und die F<sub>5</sub>-Beete 0324—0327. Auf den rechten Ast des Stammbaumes komme ich gleich zu sprechen.

Die Tabelle I gibt einige Werte für F<sub>3</sub>-, F<sub>4</sub>- und F<sub>5</sub>-Generationen und Rückkreuzungen der Kreuzung 06 = H 11 × 29 wieder. Leider gelingt es bei Gerste schwer, Rückkreuzungen in genügender Zahl zu machen, da an einer Pflanze nicht mehr als 1—4 Ähren sind und man einige davon als Kontrollbeet zurückbehalten muß. Andererseits darf man auch nicht zuviel Körner einer Ähre kastrieren und fremdbestäuben, weil sie sich dann schlecht entwickeln. Eigentlich wäre hier eine Rückkreuzung derselben Pflanze mit beiden Eltern erforderlich gewesen, doch scheint mir das Resultat auch ohne dies gesichert.

Unsere weitere Annahme war, daß *Hordeum spontaneum*, das als Stammpflanze der Kulturgersten angesehen wird, beide Faktorenpaare enthält. Dies gründet sich einmal auf die starke Spindelbrüchigkeit, andererseits auf die Zahlenangaben von Biffen<sup>1)</sup>, der *Hord. spont.* mit Kulturgersten kreuzte. Die Art, wie bei der Wildgerste die Spindelglieder

<sup>1)</sup> Näheres siehe Publ. 1915.

Tabelle I.  
Kreuzung H 11 × 29.

Nr.	Gener- ration	Jahrgang	Eltern- pflanze	An- zahl	br:nbr	Theor. Verh. und exp. und theor. F.	Spal- tung	Formel
06	F <sub>2</sub>	1914	Br	147	83 : 64	9,03 : 6,97 ± 0,03 ± 0,66	9 : 7	BbRr
0122	F <sub>3</sub>	1915	Br	62	40 : 22	10,3 : 5,7 ± 1,3 ± 1,01	9 : 7	"
0179	F <sub>4</sub>	1916	0122 <sub>1,3</sub> Br	99	53 : 46	8,56 : 7,44 ± 0,44 ± 0,80	9 : 7	"
0180	F <sub>3</sub> × H 11	1916	0122 <sub>1,3</sub> Br	7	4 : 3		2 : 2	BB (Rr + rr)
0123	F <sub>3</sub>	1915	Br	79	49 : 30	8,55 : 7,45 ± 0,45 ± 0,89	9 : 7	BbRr
0181	F <sub>4</sub>	1916	0123 <sub>4,2</sub> Br	74	45 : 29	9,75 : 6,25 ± 0,75 ± 0,92	9 : 7	"
0182	F <sub>3</sub> × H 11	1916	0123 <sub>4,2</sub> Br	8	3 : 5		2 : 2	BB (Rr + rr)
0271	F <sub>5</sub>	1917	0181 Br	168	93 : 75	8,85 : 7,15 ± 0,15 ± 0,61	9 : 7	BbRr
0272	F <sub>5</sub>	1917	0181 Br	51	30 : 21	9,41 : 6,59 ± 0,41 ± 1,11	9 : 7	"
0126	F <sub>3</sub>	1915	Br	25	19 : 6	3,04 : 0,96 ± 0,04 ± 0,35	3 : 1	BBRR oder BbRR
0132	F <sub>3</sub>	1915	Br	93	71 : 22	3,05 : 0,95 ± 0,05 ± 0,18	3 : 1	" "
0133	F <sub>3</sub>	1915	Br	104	56 : 48	8,62 : 7,38 ± 0,38 ± 0,77	9 : 7	BbRr
0199	F <sub>4</sub>	1916	0133 <sub>13,1</sub> NBr	88	0 : 88		0 : 16	bbRR oder bbRr
0200	F <sub>3</sub> × H 11	1916	0133 <sub>13,1</sub> NBr	1	1 : 0			BBrr × bbRR oder × bbRr

auseinander brechen, gibt Textfigur 2 wieder. Die Trennungslinie geht ohne Berücksichtigung der Zellen schnurgerade ihren Weg. Oben rechts findet sich das von Schindler beschriebene Gewebestück, das aber hier aus parenchymatischen Zellen mit starken Verdickungsschichten besteht. (Siehe Arbeit 1915.) Die beiden Spindelglieder gehören nicht zusammen, entsprechen sich aber vollkommen. Zur Kontrolle der für *Hord. spont.* angenommenen Formel BBRR wurden Kreuzungen mit H 6, H 37 und einer nichtbrüchigen Pflanze aus der F<sub>3</sub>-Generation von H 6 × 37 gemacht. Die Resultate sind in Stammbaum I rechter Ast und Tabelle II wiedergegeben. Da wir bei der nichtbrüchigen Pflanze 0135<sub>6,4</sub> nicht wissen können, ob sie BBrr, Bbrr, bbRR, bbRr oder bbrr geheißen hat, sind in F<sub>2</sub> die Zahlenverhältnisse 3 : 1, 9 : 7 und

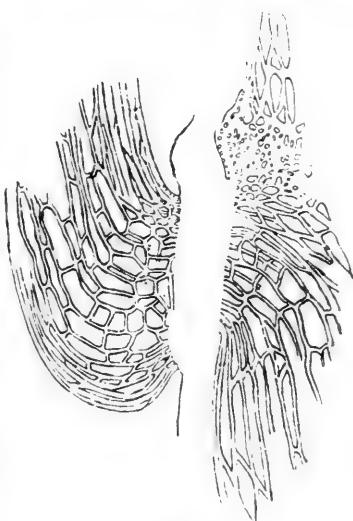


Fig. 2.  
Auseinandergeschlagene Spindel-  
glieder von *Hordeum spontaneum*  
(gez. mit 120facher Vergrößerung).

21 : 11 von vornherein möglich. Da das Zahlenverhältnis 3 : 1 auftritt, muß sie entweder BBrr oder bbRR gewesen sein.

Tabelle II.

No.	Gene- ration	Eltern	An- zahl	br : nbr	theor. Verh. + exp. + theor. Fehler	Formel
0310	F <sub>2</sub>	H sp × H 6	34	25 : 9	2,94 : 1,06 ± 0,06 ± 0,30	BbRR
0311	F <sub>2</sub>	H sp × H 37	62	49 : 13	3,16 : 0,84 ± 0,16 ± 0,22	BBRr
0320		H 37 × (H sp × 37)	11	7 : 4	1 : 1	BB (Rr + rr)
0321		(H sp × 37) × 37	5	4 : 1	1 : 1	BB (Rr + rr)
0312	F <sub>2</sub>	H sp × 0135	314	234 : 80	2,98 : 1,02 ± 0,02 ± 0,10	BBRr oder BbRR

Wie ich schon 1915<sup>1)</sup> erwähnt habe, gibt es Punkte, die uns annehmen lassen, daß die Dinge nicht immer so einfach liegen, wie es hier beschrieben und durch Zahlen belegt ist. Das ist einmal der Umstand, daß nicht alle Kreuzungen gleich brüchig sind. Ferner, daß man in F<sub>1</sub> immer mit Leichtigkeit feststellen kann, ob die Pflanzen brüchig sind, in F<sub>2</sub> aber oft zweifelhaft ist, in welche Kategorie man eine Pflanze rechnen soll, trotzdem doch die am wenigsten brüchigen Kombinationen unserer Annahme nach ebenso wie F<sub>1</sub> = BbRr heißen (abgesehen von den Kreuzungen mit *Hord. spont.*). Dazu kommt, daß einige Kulturersten an der Spitze etwas brüchig sind, andere überhaupt an Spindel, Grannen, Spelzen und Stroh spröde wie Glas und brechen, wo man sie anfaßt.

Die Ursachen dafür scheinen mir in der Hauptsache folgende zu sein:

### 1. Abhängigkeit der Brüchigkeit von der Ährendichte.

Aus rein mechanischen Erwägungen ist es klar, daß kurze dicke Spindeln viel weniger zum Auseinanderbrechen neigen als lange dünne.

1918 erhielt ich in drei F<sub>3</sub>-Beeten der Kreuzung H 34 × 27 folgende Spaltungszahlen:

Nr.	Locke und gestaucht brüchig : nichtbrüchig	Nur locker brüchig : nichtbrüchig	Theoretisch 9 : 7 brüchig : nichtbrüchig
0361	34 : 37	33 : 28	32 : 24
0362	78 : 120	69 : 58	71 : 56
0363	91 : 91	73 : 58	74 : 57

<sup>1)</sup> 1915, S. 228 und 230.

Während also die Verhältniszahlen für lockere und gestauchte Ähren ganz herausfallen, stimmen die für lockere allein glänzend mit dem verlangten Verhältnis überein. Da nun die  $F_1$ -Generation zwischen lockeren und gestauchten Gersten stets locker ist, ist hierdurch erklärt, warum in  $F_1$  die Analyse stets leicht, in den höheren Generationen oft schwer ist. Ebenso, weshalb verschiedene Kreuzungen verschieden brüchig sind; in einem Falle sind beide Eltern locker, also alle Nachkommen ebenfalls locker und daher leicht analysierbar (z. B. die oben untersuchte Kreuzung H 11  $\times$  29); im anderen Falle ist einer der Eltern gestaucht und ein Teil der Nachkommen ebenfalls und daher schwer analysierbar (alle Kreuzungen, die H 34 und H 37 enthalten).

Dabei ist keiner der Brüchigkeitsfaktoren mit Lokerkeit gekoppelt, es handelt sich hier nicht um eine genetische Koppelung, sondern um eine physiologische Korrelation.

## 2) Abhängigkeit der Brüchigkeit von Außenbedingungen.

In trockenen Jahren äußert sich die Brüchigkeit viel weniger als in feuchten. Der nasse Sommer 1914 und das feuchte Klima von Münster waren geradezu ideal für diese Untersuchung, der abnorm trockene Sommer 1917 ungemein ungünstig.

Eine schöne Bestätigung hierfür erhielt ich ungewollt 1918. Das Jahr 1918 war bekanntlich bis zum Juli ungemein trocken in der Mark, wo die Regenperiode gerade zur Ernte einsetzte. Die Niederschläge in den einzelnen Monaten waren in Falkenrehde/Potsdam folgende: März 7,7 mm; April 31,3 mm; Mai 26,5 mm; Juni 46 mm. Meine Pflanzen standen auf einem besonders trockenen Acker, der obendrein leicht verkrustete. Quer durch das Versuchsfeld zogen sich zwei dem Auge kaum bemerkbare Senkungen, die aber groß genug waren, das Regenwasser aufzusammeln (es handelte sich in diesem Jahre meist um Gewitterregen). In der einen Senkung befanden sich die beiden Beete 0339<sub>4</sub> und 0339<sub>5</sub>, während 0339<sub>1-3</sub> und 0339<sub>6</sub> auf beiden Seiten davon im Trockenen standen. 0339 ist die  $F_2$ -Generation einer Kreuzung H 4  $\times$  37, die Nummern 1—6 bedeuten die Nachkommen sechs verschiedener (aber selbstverständlich genetisch gleicher)  $F_1$ -Pflanzen. Die größere Feuchtigkeit von 0339<sub>4</sub> und 0339<sub>5</sub> veranlaßte, daß diese Beete nicht nur üppiger waren und später reiften, sondern auch eine größere Anzahl brüchiger Individuen aufwiesen (allerdings erreichten auch sie den theoretischen Wert nicht wegen der großen Dürre dieses Jahres). Das Gesagte illustriert folgende kleine Tabelle:

Beetnummer	Brüchig : nichtbrüchig	Anzahl	% brüchig	
0339 <sub>1</sub>	30 : 94	124	0,24	trockener
0339 <sub>2</sub>	34 : 65	99	0,34	
0339 <sub>3</sub>	45 : 70	115	0,39	
0339 <sub>4</sub>	42 : 55	97	0,43	feuchter
0339 <sub>5</sub>	51 : 65	116	0,45	
0339 <sub>6</sub>	31 : 53	84	0,37	trockener

Ich glaube, daß auf diese Modifikationsbreite die abweichenden Zahlenverhältnisse zu schieben sind, die z. B. von E. Schiemann<sup>1)</sup> erwähnt werden, wenn ich auch einen Modifikationsfaktor nicht in Abrede stellen will. Bedenken muß man auch eins, nämlich daß es sich hier um quantitative Faktoren handelt. Der mittlere theoretische Fehler, der im Verein mit dem experimentell gefundenen Fehler angibt, ob die Abweichung von einem angenommenen Zahlenverhältnis größer als erlaubt ist, berücksichtigt aber nur die durch geringe Anzahl bedingte Abweichung, also die Abweichung bei alternativer Vererbung. Er wird 0, wenn die Anzahl sehr groß wird, da er umgekehrt proportional der  $\sqrt{n}$ . Der durch Modifikationsbreite bedingte Fehler braucht aber bei größerem Material nicht unbedingt kleiner zu werden. Der bei quantitativen Faktoren erhaltene Fehler setzt sich demnach zusammen aus dem tatsächlichen Fehler, der durch die Anzahl bedingt ist und der gleich dem Fehler bei alternativer Vererbung ist, und dem Beobachtungsfehler, bedingt durch die Übergänge von einer Kategorie in die andere. Für diesen letzten Fehler wird sich schwer eine Formel finden lassen, ist er doch eine sehr komplexe Größe, bei der die Person des Beobachters (seine Beobachtungsgabe, Erfahrung usw.) eine große Rolle spielt.

Obwohl die Sache hier keine große Bedeutung hat, habe ich doch gleich die erste Gelegenheit benutzen wollen, um auf die Schwierigkeit einer quantitativen Analyse hinzuweisen und zu betonen, daß es mir keine Veranlassung zu sein scheint, eine Spaltungsformel zu verwerfen, weil der experimentelle Fehler etwas größer ist als der theoretisch berechnete. Wenn man, wie es später bei den Koppelungen der Fall sein wird, sieben verschiedene Faktorenpaare auf einmal berücksichtigen muß, die sich zum Teil gegenseitig beeinflussen, wird diese Bemerkung ihre Berechtigung finden.

<sup>1)</sup> E. Schiemann. Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1917, Nr. 6, S. 395.

Ich komme nun auf die Spaltungsverhältnisse zurück, die E. Schiemann angibt. Es handelt sich da um Spaltungszahlen bei Kreuzungen von Kulturgersten mit *Hord. spont.* 1. nach Liebscher, der in  $F_2 = 54 : 11$  findet, 2. nach ihren eigenen Versuchen, wo sie die Verhältnisse  $290 : 63$  und  $33 : 22$  findet. Fügen wir noch die von mir gefundenen Werte der Kreuzung  $H \text{ spont} \times H6 = 49 : 13$  hinzu und berechnen den theoretischen Fehler.

Tabelle III.

Nr.	Anzahl	br: nbr	Verh. 3:1	Exp. Fehler	Theor. Fehler	Beobachter
1	65	54:11	3,32:0,68	$\pm 0,32$	$\pm 0,22$	Liebscher
2	353	290:63	3,28:0,72	$\pm 0,28$	$\pm 0,09$	Schiemann
3	55	33:22	2,40:1,60	$\pm 0,60$	$\pm 0,23$	"
4	62	49:13	3,16:0,84	$\pm 0,16$	$\pm 0,22$	v. Ubisch

Mit Ausnahme der zweite Reihe ist die Individuenzahl zu klein für solche Versuche, der einzige Fall, wo das Überschreiten des theoretischen Fehlers bedenklich sein könnte, ist also Reihe 2. Bei dieser ist aber E. Schiemann ein merkwürdiges Versehen passiert. Sie schreibt wörtlich: „Ich selber fand bei Kreuzung von *H. spontaneum* mit einer sechszeiligen Nacktgerste in  $F_1$  die volle Brüchigkeit der Wildgerste, in  $F_2$  aber nicht das zu erwartende Verhältnis 3:1 bezw. 1,28:1, sondern  $290:63 = 4,5:1$ , — oder, wenn man die nur schwach an der Spitze brüchigen zu den nichtbrüchigen rechnet  $303:50 = 6:1$ .“ (Nebenbei sei darauf hingewiesen, daß es, worauf schon Johannsen<sup>1)</sup> aufmerksam gemacht hat, sehr unzweckmäßig ist das Verhältnis  $290:63$  zu  $4,5:1$  zu berechnen, es muß vielmehr  $= \frac{290 \cdot 4}{290 + 63} = 3,28:0,72$  heißen, wenn es mit dem Zahlenverhältnis 3:1 verglichen werden soll.) Wenn nun die Verfasserin, wie sie schreibt, die nur schwach an der Spitze brüchigen zu den nichtbrüchigen zählen will, so muß sie sie doch das erste Mal zu den brüchigen gerechnet haben! Dann heißt aber das zweite Verhältnis  $277:76 = 3,14 \pm 0,14 \pm 0,09$ , der experimentelle Fehler ist also kaum größer als der theoretische! Wer einmal mit Gerste gearbeitet hat, weiß, daß viele Kulturgersten gelegentlich an der Spitze schwach brüchig sind, diese sind bei unserer Einteilung also selbstverständlich zu nichtbrüchig zu zählen.

<sup>1)</sup> Johannsen, Elemente usw., S. 509.

Bevor nicht noch genaueres Zahlenmaterial vorliegt, oder eine andere Methode zur Bestimmung brüchiger und nichtbrüchiger Exemplare gefunden ist, möchte ich mir daher an den zwei Faktorenpaaren genügen lassen.

Für die Praxis ist das Ergebnis von Wichtigkeit, daß der gewünschte Fall, der nichtbrüchige, rezessiv ist und daß, da keine Kopplung mit anderen Eigenschaften vorzuliegen scheint, man aus jeder Kreuzung die gewünschten Eigenschaften mit Nichtbrüchigkeit vereint erhalten kann.

## II. Ährendichte<sup>1)</sup>.

Die Ährendichte wurde 1916<sup>1)</sup> von mir als „Spindelgliedlänge“ im mittleren Drittel der besten Ähre gemessen. Danach wurden Ähren mit  $> 3,5$  mm Spindelgliedlänge als locker bezeichnet, mit  $< 3,5$  mm als gestaucht. Ich habe mich nun in dieser Arbeit meist einer anderen Meßmethode bedient, die mir größere Genauigkeit versprach und außerdem bequemer war, nämlich den Platz von 10 Körnern gemessen von der Basis des zweituntersten bis zur Spitze des elften Korns. Durch die größere Länge dividiert sich der etwaige Fehler. Die neue Meßmethode ist natürlich der alten streng korrelativ. Die Umrechnung stellt eine schräge Linie dar. Der Zunahme des Spindelglieds um 0,5 mm entspricht eine Zunahme der Lockerheit um 8 mm. Für 1,5 mm haben wir 27 mm, für 2 mm = 35 mm, usw. für 5,0 mm = 83 mm.

Die verwendeten reinen Linien hatten danach 1917 folgende Lockerheit:

Nr.	Lockerheit	Genenformel	
H spont. . . . .	92,00 mm	LLMMNN	
H 40 . . . . .	86,43 "	{	
H 27 . . . . .	86,00 "	LLMMNn	
H 6 . . . . .	85,52 "	{	
H 10 . . . . .	78,86 "		
H 4 . . . . .	78,19 "	{	
H 11 . . . . .	77,76 "	LLmmNN	locker
H 29 . . . . .	75,40 "	{	
H 9 . . . . .	72,05 "		
H 20 . . . . .	66,63 "	{	
H 15 . . . . .	63,61 "	LLmmnn	
H 37 . . . . .	50,44 "	llMMNn	
H 34 . . . . .	33,30 "	llmmnn	gestaucht

<sup>1)</sup> Arbeit 1916, S. 121—126.

Aus der großen Zahl verschiedener Dichten geht schon hervor, daß wir es hier nicht mit nur einem Faktorenpaar zu tun haben können, wie es aus dem 1916 durchgängig erhaltenen Spaltungsverhältnis 3 : 1 auf den ersten Blick hervorzugehen scheint. Andererseits beweist gerade dies Spaltungsverhältnis, daß ein Faktorenpaar die Abgrenzung der beiden Kategorien locker und gestaucht bewirkt: es ist der 1916 definierte Faktor L, der dominiert. Der Faktor M ist so zu definieren, daß er „lockere dichte Ähren“ bedingen soll, N eine ähnliche Funktion ausübt wie M, nur in geringerem Maße. Wenn weder M noch N vorhanden sind, ist Llmmnn manchmal gestaucht. Andererseits spaltet llMm im Verhältnis 3 : 1 halblocker:gestaucht, nur liegt hier natürlich das Maximum niedriger als in Gegenwart von L.

Aus den Kreuzungen geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß die reinen Linien die ihnen auf Seite 76 zugeschriebenen Genenformel haben. (Nach der Lockerkeit allein sollte man z. B. annehmen, daß H 6 nicht LLmmNN sondern LLMMNn heißt, es kann aber nach den Spaltungen nicht sein.)

Nachdem wir so das Resultat vorweggenommen haben, wollen wir es an Hand der Spaltungszahlen, Mittelwertbildungen und Kurven zu beweisen suchen.

### 1. Die Eltern unterscheiden sich nur in **einem** Faktorenpaar.

Als Beispiel diene die Kreuzung H 37  $\times$  34, also nach den Formeln llMMnn  $\times$  llmmnn.

Ich habe da nur die zweite Generation gezogen und zwar 1916.

Die Lockerheit für H 37 war 1916	$54,92 \pm 0,45$ mm,
für H 34	$41,12 \pm 0,34$ „ .

Die  $F_2$ -Generation spaltete im Verhältnis  $510 : 155 = 3,06 : 0,94$ : die beiden Mittelwerte waren  $54,97 \pm 0,19$  und  $38,6 \pm 0,26$  mm.

### 2. Die Elternpflanzen unterscheiden sich in **zwei** Faktorenpaaren.

#### 1. *Hordeum spontaneum* $\times$ H 37 = LLMMNN $\times$ llMMnn.

Die Resultate leiden unter der geringen Anzahl in  $F_2$ . Das Verhältnis locker:gestaucht ist  $45 : 17 = 2,9 : 1,1$ , aber die lockeren sind deutlich in 25 sehr lockere und 20 weniger lockere geschieden. Die drei Mittelwerte waren  $83,9 \pm 0,81$  mm,  $72 \pm 0,7$  mm und  $58,09 \pm 0,93$  mm, während die Mittelwerte von H 37 =  $50,44 \pm 0,36$  mm und von *H. spont.* etwa 92 mm waren.

2.  $H\ 34 \times 40 = llmmnn \times LLMMnn$ .

Diese Kreuzung ist ganz besonders interessant, da an ihr eine ganze Reihe von Koppelungen leicht verfolgt werden können. Ich gebe die Lockerkeitsverhältnisse in einer Tabelle wieder.

Tabelle IV.  
Lockerkeit der Kreuzung H 34 × 40.

Nr.	Jahrgang	Generation	Lockerkeit der Elternpflanze	Locker: gestaucht	Verhältnis exp. F. theor. F.	Spaltung	Mittelwerte in mm		
							$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	$M_3 \pm m_3$
H 34	1916	P <sub>1</sub>							41,12 ± 0,34
H 40	1916	P <sub>2</sub>							
0259	1916	F <sub>1</sub>		146 : 87	10,01 : 5,99 ± 0,01 ± 0,51	10 : 6	92 ± 1,32		
H 34	1917	P <sub>1</sub>							33,34 ± 0,29
H 40	1917	P <sub>2</sub>					86,43 ± 0,04		
0301	1917	F <sub>3</sub>	62,4 mm					50,52 ± 0,21	
0302	1917	"	78,5 "	83 : 39	2,74 : 1,26 ± 0,26 ± 0,16	3 : 1	52,21 ± 0,32	± 30 ± 0,48	
0303	1917	"	57,4 "	87 : 28	3,32 : 0,68 ± 0,32 ± 0,17	3 : 1	52,68 ± 0,42	± 33,93 ± 0,56	
0304	1917	"	57,4 "	74 : 25	2,99 : 1,01 ± 0,01 ± 0,17	3 : 1	56,4	± 37,25	
0305	1917	"	67,1 "				58,99 ± 0,48		
0306	1917	"	54,1 "					44,24 ± 0,56	

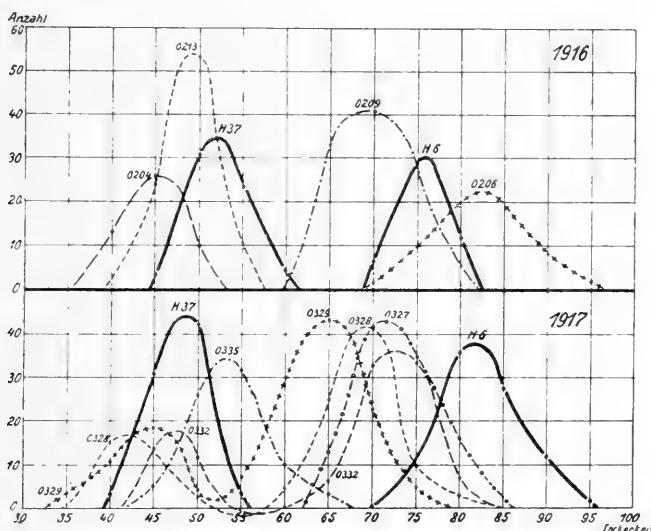
In F<sub>2</sub> tritt hier der Fall ein, den ich bei Definition der Faktoren erwähnte, daß die Kombination Llmmnn gestaucht ist. Dadurch erhalten wir das Verhältnis 10 : 6 statt 3 : 1. Die F<sub>3</sub>-Beete enthalten alle den Faktor L nicht, sie spalten daher entweder im Verhältnis 3 : 1 = halblocker : gestaucht entsprechend der Formel llMmnn oder sind konstant halblocker LLMMnn oder gestaucht llmmnn.

3. Die Elternpflanzen unterscheiden sich in allen **drei** Faktorenpaaren.

Untersucht wurden die Kreuzungen H 37 × 10, H 37 × 6, H 37 × 4, die alle dieselbe Formel llMMnn × LLmmNN haben müssen. Da sie sich alle gleich verhalten, beschränke ich mich darauf, die schon 1916 in F<sub>2</sub> und F<sub>3</sub> angegebene Kreuzung H 37 × 6 näher zu analysieren.

In der Tabelle V sind nur die 1917 gezogenen Beete verzeichnet. In der Kurventafel I dagegen sind auch die Werte von 1916 wiedergegeben und zwar für sich gemeinsam mit den Elternwerten für dieses Jahr. Es kommt mir darauf an, zu zeigen, daß auch größere Werte als H 6 auftreten können: Beet 0206. [Die Mittelwerte sind teils nach der alten Methode ausgerechnet (in Klammern) und daraus die neuen Werte extrapoliert und ohne Fehlerangabe wiedergegeben.] Aus der

Tabelle geht mit Sicherheit hervor, daß das Spaltungsverhältnis 3 : 1 ist, wobei locker dominiert. Man sieht ferner darauf, noch deutlicher aber an den Kurven, die mit einem Klassenabstand von 5 mm gezeichnet sind, daß wir es unmöglich mit nur einem Faktorenpaar zu tun haben können. Die Werte der rezessiven Kurven sind  $\geq H\ 37$ , die der dominierenden  $\geq H\ 6$ . Wie wir schon in der Einleitung auseinandersetzen, müssen wir demnach mindestens drei Faktorenpaare annehmen, in denen sie sich unterscheiden.



Kurventafel I. Lockerkeit der Kreuzung 07 = H 37 × 6.

Mit der obigen Annahme  $H\ 37 = llMMnn$  und  $H\ 6 = LLmmNN$  erhalten wir dann unter andern folgende Kombinationen:

$$\begin{array}{l} llmmnn \\ llmmNN \\ llMMnn = H\ 37 \\ llMMNN > H\ 37 \\ LLmmnn < H\ 6 \\ LLmmNN = H\ 6 \\ LLMMnn \\ LLMMNN \end{array} \left. \begin{array}{c} \{ < H\ 37 \\ \ldots \\ \ldots \\ \} \\ \{ > H\ 37 \\ \ldots \\ \ldots \\ \} \\ \{ < H\ 6 \\ \ldots \\ \ldots \\ \} \\ \{ > H\ 6 \\ \ldots \\ \ldots \\ \} \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{rezessive Kurve,} \\ \text{dominierende Kurven.} \end{array}$$

Bei den spaltenden Beeten verhält es sich dementsprechend. Im einzelnen ist es natürlich nicht immer möglich, genau die Formel

Tabelle  
Lockerkeitsverhältnisse der Kreuzung

Nr.	Gene- ration	Ab- stammung	Aus Jahr- gang	Lockerkeit der Eltern- pflanzen	Anzahl	Locker : gest.	3 : 1
H 6	P <sub>1</sub>				83		
H 37	P <sub>2</sub>				80		
0316	F <sub>1</sub>				28		
0328	F <sub>4</sub>	0136	1915	74 mm	116	84 : 32	2,9 : 1,1
0329	"	0136	1915	71 "	227	162 : 65	2,86 : 1,14
0330	"	0136	1915	79 "	110	85 : 25	2,9 : 1,1
0331	"	0136	1915	71 "	79		
0332	"	0136	1915	92 "	107	81 : 26	3,03 : 0,97
0333	"	0136	1915	92 "	96	67 : 29	2,8 : 1,2
0334	"	0136	1915	70 "	76	62 : 14	3,26 : 0,74
0335	"	0136	1915	69 "	77		
0336	"	0136	1915	86 "	115	85 : 30	2,96 : 1,04
0337	"	0136	1915	62 "	72	54 : 18	3,0 : 1,0
0282	"	0138	1915	72 "	108	80 : 28	2,96 : 1,04
0324	F <sub>5</sub>	0209	1916	80 "	109		
0325	"	0209	1916	80 "	94		
0326	"	0209	1916	95 "	100		
0327	"	0209	1916		109		

anzugeben, ohne daß man die Nachkommen getrennt gezogen hat. Man kann aber immer sagen, ob L, der Hauptfaktor vorhanden ist.

### III. Zwei- und Sechszeiligkeit.

Zu dem 1916<sup>1)</sup>) Gesagten ist wenig hinzuzufügen, meine umfangreichen F<sub>2</sub>- und F<sub>3</sub>-Kulturen bestätigen die damaligen Annahmen.

Daß die Formel mit den beiden Faktorenpaaren Z und W nicht ideal ist, sieht man schon daraus, daß das Verhältnis nicht sechs : sechszeilig stets 3 : 1 ist, die Abgrenzung von zwei- und zwei- bis sechszeilige dagegen sehr schwer. Ferner haben wir unserer gewöhnlichen zweizeiligen Gerste mit rundlichen Spelzen der ♂ Seitenblüten die einzige konstante zweizeilige Form ZZWW geben müssen, während doch die geschlechtslose *decipiens*-Form mit verschwindend schmalen Spelzen der extremste Fall einer zweizeiligen Gerste ist. Da ich keine solche Form zur Kreuzung verwandt habe und keine aufgetreten ist, ist es mir nicht

<sup>1)</sup> 1916, Abschnitt II, S. 126—131.

V.

**07 = H 37 × 6, gezogen 1917.**

Exp.+theor. Fehler	Mittelwerte		Verhältnis zu P <sub>1</sub> und P <sub>2</sub>	
	M <sub>1</sub> ± m <sub>1</sub>	M <sub>2</sub> ± m <sub>2</sub>		
	85,52 ± 0,51	50,44 ± 0,36		
± 0,1 ± 0,16	72 (4,3 ± 0,04)		< 6	
± 0,14 ± 0,11	71,49 ± 0,5	+ 46,31 ± 0,62	< 6	< 37
± 0,10 ± 0,16	67,25 (4,03 ± 0,02) + 46,75 (2,75 ± 0,03)		< 6	< 37
	69,25 (4,3 ± 0,04)	+ 47,25 (2,78 ± 0,3)	< 6	< 37
± 0,03 ± 0,17	74,29 ± 0,5		< 6	
± 0,2 ± 0,18	75,12 ± 0,47	+ 47,96 ± 0,46	< 6	< 37
± 0,26 ± 0,20	76,54 ± 0,63	+ 51,12 ± 0,59	< 6	= 37
± 0,04 ± 0,16	68 (4,05 ± 0,04)	+ 46 (2,7 ± 0,03)	< 6	< 37
		56,33 ± 0,54		> 37
± 0,04 ± 0,16	77,03 ± 0,58	+ 51 ± 0,63	< 6	= 37
± 0 ± 0,20	64 (3,8 ± 0,02)	+ 46 (2,7 ± 0,08)	< 6	< 37
± 0,04 ± 0,16	71,75 (4,24 ± 0,04) + 49,5 (2,92 ± 0,05)		< 6	< 37
	70,89 ± 0,38		< 6	
	74,63 ± 0,04		< 6	
	73,35 ± 0,44		< 6	
	75,38 ± 0,53		< 6	

bekannt, nach welchen Gesetzen sie sich vererbt. Es ist ja auch möglich, daß ein ganz anderer Faktor, etwa ein Geschlechtsfaktor, die Spelzenform modifiziert. Die Breite der Spelzen ist eine Platzfrage: ist die Blüte ♂, so braucht sie mehr Platz als wenn sie völlig steril ist, weniger als wenn sie ♀ oder gar zwittrig ist. Das sieht man schon daran, daß oft verschiedene Formen an derselben Ähre auftreten, wenn einige Blüten fertig, andere steril sind.

#### IV. Grannenlänge<sup>1).</sup>

Nach der Grannenlänge geordnet erhalten wir folgende Reihe der zu den Kreuzungsversuchen benutzten reinen Linien (s. oben S. 82). Zugleich ist die Genenformel hinzugefügt, die ihnen wahrscheinlich zukommt.

Die Gene A und V sind dieselben, die 1916 definiert wurden:

A Faktor für lange Grannen an sich, A muß vorhanden sein, wenn lange Grannen auftreten sollen. A dominiert.

<sup>1)</sup> 1916, S. 131—134.

Nr.	Grannenlänge	Formel	
H spont . . . . .	circa 22 cm	A A V V U U	lange Grannen
H 40 . . . . .	15,6 cm	A A V V u u	
H 13 . . . . .	14,5 "		
H 9 . . . . .	12,87 "		
H 4 . . . . .	12,70 "	A A v v U U	
H 6 . . . . .	12,49 "		
H 10 . . . . .	12,36 "		
H 11 . . . . .	11,00 "	A A v v u u	
H 34 . . . . .	4,3 "	a a v v U U	
H 37 . . . . .	2,5 "	a a V V u u	

V Verkürzungsfaktor, verkürzt A, alle aaVV-Pflanzen sind kurzgrannig, aber AaVV ist lang.

Dazu kommt der Faktor U. Es ist ein Faktor für kurze Grannen, der aber A nicht verkürzt, sondern verlängert, er wirkt also wie eine Addition einer kleinen Strecke zu einer großen Strecke: er verlängert sie um ein wenig. U und V zusammen verhalten sich wie die beiden Brüchigkeitsfaktoren B und R: sie geben mittellange Grannen zu kurzen Grannen im Verhältnis 9 : 7, wenn aa nicht zugegen ist. Ist A zugegen, so gehören aaVVUU und aaVvUU oft zur langen Kategorie, so daß wir bei einer Kombination AaVvUu das Verhältnis 51 : 13 statt 48 : 16 erhalten.

Gehen wir jetzt zu den einzelnen Kreuzungen über.

### 1. Die Elternpflanzen unterscheiden sich nur in einem Faktorenpaar.

#### 1. Das heterozygote Faktorenpaar ist Uu.

$$H 11 \times 10 = A A v v u u \times A A v v U U$$

$$H 11 \times 9 \quad " \quad "$$

Es tritt keine Spaltung ein, die Kurve in  $F_2$  überlagert die beiden Elternkurven.

Nr.	Generation	Anzahl	Mittelwert
H 9 . . . . .	P	100	12,87 ± 0,13 cm
H 10 . . . . .	P	81	12,36 ± 0,09 "
H 11 . . . . .	P	78	11 ± 0,09 "
H 11 × 10 . . . . .	$F_2$	558	12,18 ± 0,04 "
H 9 × 11 . . . . .	$F_2$	966	12,63 ± 0,04 "

2. Das heterozygote Faktorenpaar ist Vv.

*Hordeum spontaneum*  $\times$  H 6 = AAVVUU  $\times$  AAvvUU.

In  $F_2$  tritt Spaltung ein, aber in 11 lange : 32 kürzere, also 1 : 3, also AAVVUU steht AA(Vv + vv)UU gegenüber.

Die Mittelwerte sind:

*Hordeum spont.* etwa 22 cm,

H 6  $12,40 \pm 0,13$  cm,

$F_2$   $16,5 \pm 0,14$  +  $19,86 \pm 0,15$  cm.

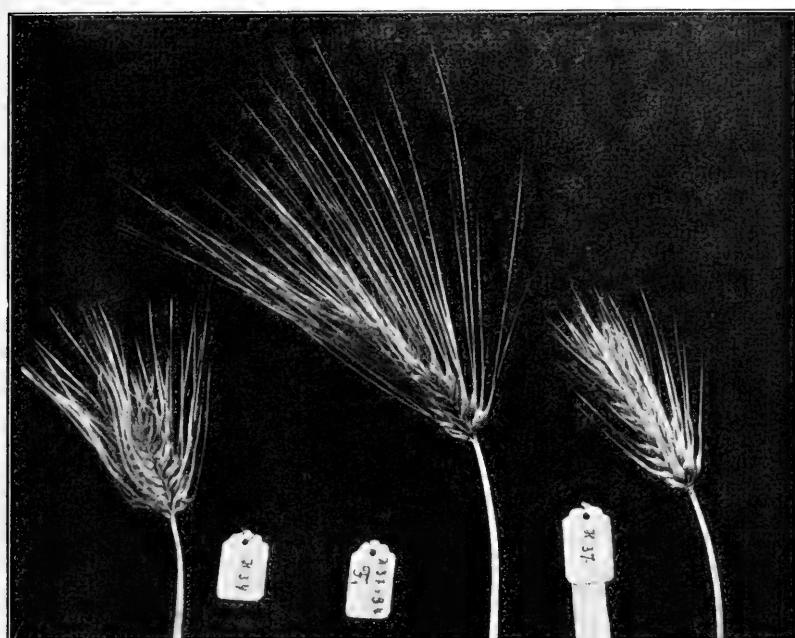


Fig. 3. H 34, H 37 und  $F_1 \times H 37 \times 34$ .

2. Die Elternpflanzen unterscheiden sich in zwei Faktorenpaaren.

1. Hierher gehört die sehr interessante Kreuzung H 37  $\times$  34 = aaVVuu  $\times$  aavvUU.

Die Grannenlängen waren 1915 H 37 = 2 cm, H 34 = 3,7 cm  
 $F_1 = 7,5$  cm. 1916 waren die Grannenlängen H 37 =  $3,33 \pm 0,07$  cm,  
H 34 =  $5,48 \pm 0,05$  „.  
 $F_2$  spaltete in  $366 : 307 = 8,71 : 7,29 \pm 0,29 \pm 0,31$  bezogen auf 9 : 7.  
Die Mittelwerte waren  $9,88 \pm 0,08$  cm und  $3,84 \pm 0,07$  cm.

Das Zahlenverhältnis 9 : 7 ist bei der großen Individuenzahl wohl sichergestellt. Danach müssen sich die beiden Faktoren V und U verstärken in der oben angegebenen Weise. Fig. 3 gibt die Elternpflanzen und das Kreuzungsprodukt wieder.

2. *Hordeum spontanum*  $\times$  H 37 = AAVVUU  $\times$  aaVVuu.

Grannenlänge von *H. spont.* etwa 22 cm,

H 37                     $2,5 \pm 0,06$  cm,

F<sub>2</sub>                     $13,28 \pm 0,36$  und  $4,5 \pm 0,42$  cm.

Das Spaltungsverhältnis war bei 63 Pflanzen lg : kurz = 47 : 16 =  $2,98 : 1,02 \pm 0,02 \pm 0,22$  cm.

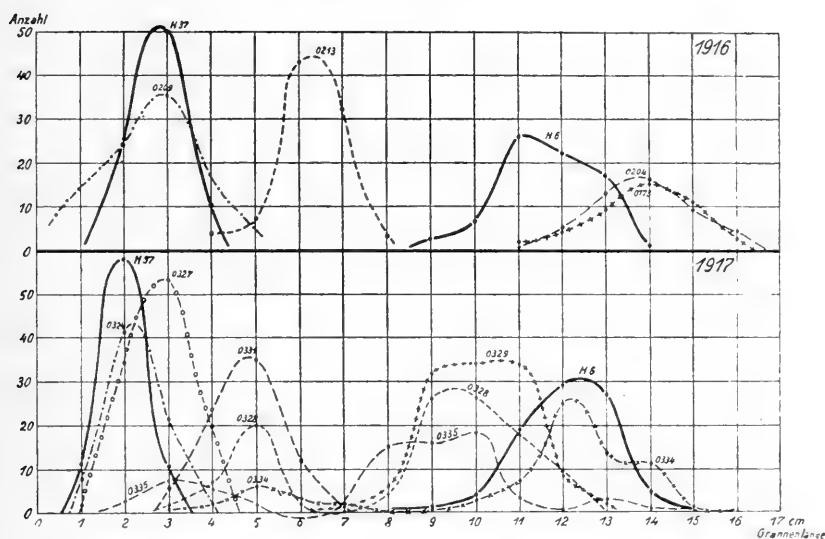
### 3. Die Elternpflanzen unterscheiden sich in allen **drei** Faktorenpaaren.

Hierher gehören die schon 1916 analysierten Kreuzungen H 37  $\times$  6, H 37  $\times$  4, ferner H 37  $\times$  10 und H 34  $\times$  40.

Für H 37  $\times$  6 seien die Werte von 1917 in Tabelle VI gegeben. Wir erhalten hier eine ganze Skala von Grannenlängen von < 37 bis > 6.

Tabelle  
Kreuzung 07 = H 37  $\times$  6

Nr.	Gener- ration	Abstammung	Aus Jahrgang	Grannenlänge cm	Zahl	Spaltung lang : kurz
*H 6	P <sub>1</sub>				83	
*H 37	P <sub>2</sub>				80	
0316	F <sub>1</sub>				28	
*0328	F <sub>4</sub>	0136	1915	8,5	116	85 : 31
*0329	"	0136	1915	9	238	
0330	"	6136	1915	8	109	75 : 34
*0331	"	0136	1915	7,5	79	
0332	"	0136	1915	8,5	109	80 : 27
0333	"	0136	1915	8,5	97	80 : 17
*0334	"	0136	1915	10	76	62 : 14
*0335	"	0136	1915	10,5	77	60 : 17
0336	"	0136	1915	7,5	115	91 : 24
0337	"	0136	1915	9	71	49 : 22
0282	"	0138	1915	5,5	108	
*0324	F <sub>5</sub>	0209	1916	1,5	109	
0325	"	0209	1916	2,5	94	
0326	"	0209	1916	2	103	
0327	"	0209	1916	3,5	109	



Kurventafel II. Grannenlängen der Kreuzung 07 = H 37 × 6.

## VI.

= aaVVuu × AAvvUU, gezogen 1917.

3:1 exp. F. theor. F.	Mittelwerte cm $M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	Genenformel
	12,49 ± 0,13	2,5 ± 0,06	AAvvUU aaVVuu
	10,57 ± 0,01	5,21 ± 0,11	AaVvUu AavvUU
2,93 : 1,07 ± 0,07 ± 0,16	10,51 ± 0,1	5,47 ± 0,18	AAVVuu AavvUU
2,75 : 1,25 ± 0,25 ± 0,17	12,19 ± 0,16	5,27 ± 0,09	AavvUU aaVVUU
2,94 : 1,06 ± 0,06 ± 0,16	10,45 ± 0,15	4,09 ± 0,18	AavvUU
3,30 : 0,70 ± 0,30 ± 0,18	9,7 ± 0,12	3,97 ± 0,21	AavvUU
3,26 : 0,74 ± 0,26 ± 0,20			AaVvUU
3,12 : 0,88 ± 0,12 ± 0,20			AavvUU
3,16 : 0,84 ± 0,16 ± 0,16			AaVVuu
2,76 : 1,24 ± 0,24 ± 0,21			AavvUu
	5,68 ± 0,10		aavvUU
	2,74 ± 0,06		"
	3,68 ± 0,09		"
	3,12 ± 0,07		"
	3,34 ± 0,07		"

Die Kurven zeigen dasselbe Bild (Kurventafel II). 1916 glaubte ich mit zwei Faktorenpaaren auskommen zu können, jetzt bei dem größeren Material ist das nicht möglich.

In der Kurventafel sind die Beete verzeichnet, die auf der Tabelle mit einem Stern versehen sind. Man sieht da auch, weshalb ich darauf verzichtet habe, die Mittelwerte von 0334 und 0335 zu bilden: die Kurven im Gebiet der langen Grannen sind komplex, eine Mittelwertbildung hätte demnach keinen Sinn gehabt, ohne die Kurven weiter zu zerlegen, und das wäre sehr hypothetisch gewesen. Die Tatsache, daß die Kurven komplex sind, wird uns nicht wundern, wenn wir die große Zahl der Kombinationsmöglichkeiten im Gebiet der langen Grannen bedenken. Vom Jahre 1916 sind die Kurven wichtig, die  $> H 6$  sind, also 0204 und 0173.

Die Kreuzung  $H 37 \times 4$  verhält sich genau wie  $H 37 \times 6$ ; bei  $H 37 \times 10$ , die auch dieselbe Formel hat, tritt dagegen der Fall ein, daß die Kombination aaVVUU und aaVvUU zu „lang“ gehören. Das Zahlenverhältnis in  $F_2$  ist 110:28, was genau 51:13 entspricht. Die Ungenauigkeit ist hier nicht so groß, daß sie mich zu der Annahme veranlassen würde, doch zwingen die Koppelungsverhältnisse mit Lockerkeit, auf die ich weiter unten komme, dazu.

Kreuzung  $H 34 \times 40 = aavvUU \times AAVVuu$ .

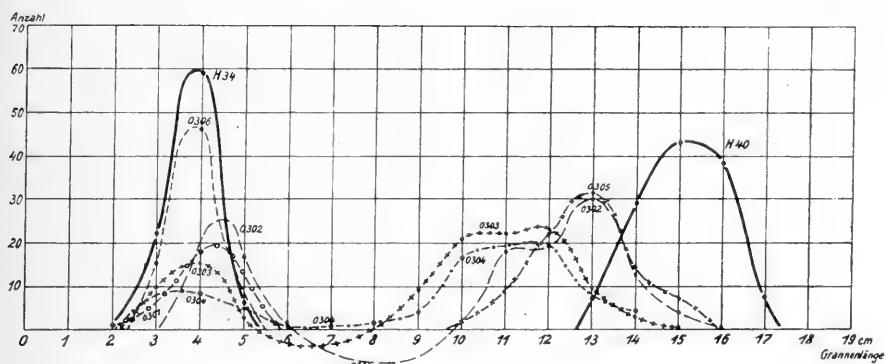
Hier sind die Faktoren in den Eltern anders kombiniert. Für die augenblicklich nur interessierende Frage nach der Grannenlänge macht das nichts aus, wohl aber für die Koppelungsverhältnisse. Ich gehe daher auch auf diese Kreuzung näher ein.

Die  $F_2$ -Generation wurde 1916 gezogen, der Mittelwert von  $H 34$  war  $5,48 \pm 0,05$  cm, von  $H 40 = 13,42 \pm 0,15$  cm.  $F_2$  spaltete im Verhältnis  $189:52 = 50,1:13,9 \pm 0,9 \pm 3,2$ , bezogen auf das Verhältnis 51:13 (oder bezogen auf  $3:1 = 3,14:0,86 \pm 0,14 \pm 0,11$ ). Die Mittelwerte waren  $12,64 \pm 0,11$  und  $5,90 \pm 0,10$  cm. Die 1917 gezogenen  $F_3$ -Beete hatten folgende Zahlen (s. Tabelle VII):

Die Kurventafel III gibt hier eine notwendige Ergänzung der Tabelle. Sie zeigt, daß die Werte von  $H 40$  nie auch nur annähernd erreicht werden, wir es in diesen  $F_3$ -Beeten also offenbar mit Pflanzen zu tun haben, die kein A enthalten und bei denen wie in Kreuzung  $H 37 \times 34$  der Fall eintritt, daß aaVVUU und aaVvUU zu lang gehören, während aavvUU kurz ist. Daß sich alle  $F_3$ -Beete so verhalten, ist kein Zufall. Es waren Pflanzen zur Nachzucht ausgewählt worden, die eine lockere Gestäuchtheit zeigten, um diese Formen näher zu untersuchen. Diese

Tabelle VII.

Nr.	Generation	Grannenlänge cm	Anzahl	lang : kurz	3 : 1 exp. u. th. Fehler	$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	$M_3 \pm m_3$
H 34	P <sub>1</sub>		88					4,3 ± 0,05
H 40	P <sub>2</sub>		126			15,60 ± 0,09		
0301	F <sub>3</sub>	6	38					4,63 ± 0,04
0302	"	14,8	129	89 : 40	2,76 : 1,24 ± 0,24 ± 0,15		13,09 ± ,01	5,04 ± 0,1
0303	"	12	105	88 : 27	3,36 : 0,64 ± 0,36 ± 0,17		11,67 ± 0,14	4,28 ± 0,12
0304	"	14,5	99	74 : 23	2,99 : 1,01 ± 0,01 ± 0,17		11,73 ± 0,16	4,59 ± 0,22
0305	"	14,5	68				13,3 ± 0,13	
0306	"	5	141					4,42 ± 0,02



Kurventafel III. Grannenlängen der Kreuzung H 34 × 40.

Eigenschaft ist nun mit der hier beobachteten gekoppelt, wie wir in Abschnitt VI sehen werden.

### V. Kapuze : Granne.

Alle Annahmen<sup>1)</sup> bezüglich des Kapuzenfaktors und seines Zusammenwirkens mit A, dem Faktor für lange Grannen, bestätigen sich in den Kreuzungen H 9 × 20, H 3 × 15, H 11 × 29, H 13 × 23, H 34 × 27, H 15 × 40, H 20 × 29. Nur in der Kreuzung H 37 × 15 findet sich eine bemerkenswerte Abweichung. Hier ist das Verhältnis Kapuze : lange Granne : kurze Granne = 202 : 63 : 85 = 9,24 : 2,88 : 3,88 also 9 : 3 : 4, während wir nach den Ausführungen von 1916 12 : 3 : 1 erwarten mußten!

<sup>1)</sup> 1916, Abschnitt V, S. 136—144.

Das Verhältnis Kapuze : Granne = 9 : 7 besagt, daß zwei Faktoren zur Kapuzenbildung nötig sind, das Verhältnis Kapuze + lange Granne : kurze Granne = 12 : 4, daß der eine dieser „Kapuzen“faktoren unser Faktor für lange Grannen A ist. Auch aus dem Koppelungsverhältnis zwischen Grannenlänge und Ährendichte geht hervor, daß man alle Kapuzen mit zu langen Grannen zählen muß. Darauf wird weiter unten einzugehen sein.

Die Rückkreuzung von  $F_1$  mit H 37 ergab 7 Kapuze : 11 lange Granne : 21 kurze Granne entsprechend der Erwartung 1 : 1 : 2, da  $F_1 = A'a'Kk$  und  $H 37 = a'a'kk$  ist.  $A'a'Kk$  = Kapuze;  $A'a'kk$  lange Granne,  $a'a'Kk$  und  $a'a'kk$  kurze Granne.

Wir müssen nun eine Erklärung dafür suchen, daß Kapuze:Granne einmal im Verhältnis 3 : 1 spaltet, das andere Mal in 9 : 7. Die Schuld kann bei dem Kapuzenfaktor oder dem Faktor für lange Grannen liegen. Dabei kommt uns nun eine ganz andere Beobachtung zu Hilfe, die die Entscheidung mit großer Wahrscheinlichkeit zum mindesten zu treffen erlaubt: in dieser **einen** Kreuzung  $H 37 \times 15$  stößt nämlich der Faktor für lange Grannen den für Bespelzung ab. Wie

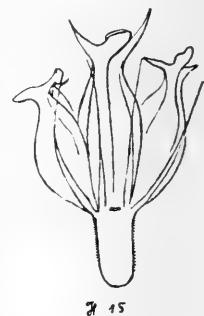


Fig. 5. H 15.

wir im Abschnitt X sehen werden, vererbt sich die Bespelzung nach dem monohybriden Verhältnis bespelzt : nackt = 3 : 1, wenigstens wenn man roh einteilt in Nichtnackt : Nackt, wobei die Bespelzung mehr oder weniger vollkommen sein kann.

Wir erhalten nun in unserer  $F_2$ -Generation folgende Werte:

	n	lang, bespelzt	lang, nackt	kurz, bespelzt	kurz, nackt
exp.	350	186	: 79	: 85	: 0
theor.	350	$178 \pm 9,3$	: $86 \pm 8,0$	: $86 \pm 8,0$	: $2 \pm 4$

Korrelationskoeffizient — 0,306. Koppelungsverhältnis 1 : 6 : 6 : 1<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Zusatz bei der Korrektur.

8  $F_3$ -Beete, die 1918 gezogen wurden, gaben die Verhältniszahlen

exp.	442	: 226	: 200	: 5
theor.	$441 \pm 15,1$	: $214 \pm 12,7$	: $214 \pm 12,7$	: $4,5 \pm 2,1$

also eine Korrelationskoeffizienten = — 0,302; und danach dasselbe Abstoßungsverhältnis 1 : 6 : 6 : 1.

Hierbei sind alle Kapuzen zu lang gerechnet, da sie alle den Faktor A enthalten müssen.

Andererseits ist leicht zu zeigen, daß eine Koppelung des Kapuzenfaktors K mit Bespelzung nicht stattfindet. Wir haben nämlich folgendes Verhältnis:

n	Kapuzenfaktor besp.	Kap. nackt	keine Kap. besp.	keine Kap. nackt
exp.	350	206	:	62
theor.	350	196	:	65

also wie die theoretischen Zahlen zeigen, ist das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1, entsprechend einer dihybriden Spaltung. (Bei der Einteilung ist hier zu berücksichtigen, daß 3/4 der kurzen Grannen, nämlich KKaa und 2 Kcaa den Kapuzenfaktor enthalten, also in die Kategorien 1 und 2 zu rechnen sind, 1/4 nämlich kcaa, dagegen in 3 und 4 gehören. Das ursprüngliche Verhältnis war nun

Kap. besp.	Kap. nackt	lg. Gr. besp.	lg. Gr. nackt	kz. Gr. besp.	kz. Gr. nackt
142	:	62	:	44	17
64	:	—	:	21	—
206	:	62	:	65	17 )

Da nun außer diesem Falle nie Abstoßung zwischen Grannen- und Bespelzungsfaktor beobachtet worden ist, sind wir wohl berechtigt, anzunehmen, daß hier der Grannenfaktor für die Unregelmäßigkeit in der Vererbung verantwortlich zu machen ist (während der Kapuzenfaktor sich ganz normal verhält). Ob wir es hier mit einem ganz andern Faktor für lange Grannen zu tun haben, oder ob A nur durch einen uns unbekannten Einfluß modifiziert ist, wage ich nicht zu entscheiden, glaube es aber schon deshalb nicht, weil er mit Lockerheit ebenso gekoppelt ist, wie in allen anderen Kreuzungen. Nennen wir den hier auftretenden zur Unterscheidung A'. Wir haben dann folgende beiden Serien:

### 1. K und A' zusammen geben Kapuzen.

Kapuzen können nur KKA'A' heißen,  
lange Grannen können nur kkA'A' heißen,  
kurze Grannen können KKa'a' und kka'a' heißen.

Dann erhalten wir

				Kapuzen	Lange Grinnen	Kurze Grinnen
I.	Kapuze	$\times$ lange Granne	KK'A'A' $\times$ kkA'A'	3	1	
II.	"	$\times$ kurze "	a) KKA'A' $\times$ KK'a'a'	3		1
III.	"	$\times$ "	b) KKA'A' $\times$ kka'a'	9	3	4
IV.	lange Granne	$\times$ "	a) kkA'A' $\times$ KKa'a'	9	3	4
V.	"	$\times$ "	b) kkA'A' $\times$ kka'a'	3		1

## 2. K gibt Kapuzen unabhängig von A.

Kapuzen können heißen  $\gamma$ ) KKAa und  $\delta$ ) KKaa,  
 lange Grinnen können nur heißen kkAA,  
 kurze Grinnen können nur heißen kcaa.

Dann erhalten wir in  $F_2$

				Kapuzen	Lange Grinnen	Kurze Grinnen
VI.	Kapuze $\gamma$ )	$\times$ lange Granne	KKAA $\times$ kkAA	3	1	
VII.	" $\delta$ )	$\times$ "	KKaa $\times$ kkAA	12	3	1
VIII.	" $\gamma$ )	$\times$ kurze "	KKAA $\times$ kcaa	12	3	1
IX.	" $\delta$ )	$\times$ "	KKaa $\times$ kcaa	3		1
X.	lange Granne	$\times$ "	kkAA $\times$ kcaa		3	1

Fall I und VI sind nicht zu unterscheiden, ihnen folgen alle Kreuzungen  $H\ 9 \times 20$ ,  $H\ 3 \times 15$  usw. Fall III ist die eben analysierte Kreuzung  $H\ 37 \times 15$ , Fall VIII die 1916 analysierte  $H\ 34 \times 27$ . Fall V und X gibt die Kreuzungen zwischen langen und kurzen Grinnen wieder.

Die übrigen Fälle sind nicht aufgetreten, danach scheinen die kurzen Grinnen nie die Formel KK'a'a', die Kapuzen nie die Formel KKaa zu haben.

In den Kreuzungen  $H\ 37 \times 15$  und  $H\ 34 \times 27$  muß aber die eine resp. die andere Kombination aufgetreten sein, und es muß demnach möglich sein, aus einer Kreuzung von langen Grinnen mit Kapuzen kurze Grinnen als „Novum“ zu erhalten, sowie der auf den ersten Blick absurde Fall von  $9/16$  Kapuzen aus einer Kreuzung von langen und kurzen Grinnen!

## VI. Koppelung zwischen Ährendichte und Grannenlänge<sup>1)</sup>.

Da sich in Tabelle IV 1916<sup>1)</sup>, S. 134 einige Schreib- und Rechenfehler befinden, gebe ich die dort verzeichneten Werte noch einmal wieder und schließe die neuen Beobachtungen daran an: Tabelle VIII.

Zu der Tabelle ist folgendes zu bemerken: in der siebenten Rubrik ist der Koppelungsfaktor angegeben, wie er sich nach der Tabelle bei

The table is a correlation matrix with 15 rows and 15 columns. The columns are labeled at the top with values 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65, and 70 → Lock. The rows are labeled on the left with values 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, and 15. A vertical arrow on the left indicates that row 15 corresponds to 'Größe' (size). The data is represented by small dots or squares scattered across the grid, indicating a positive correlation between most variables.

Korrelationstabelle IV. Beet 0303. Grannenlänge/Lockerkeit.

Johannsen<sup>2)</sup> S. 573 aus dem in der sechsten Rubrik ausgerechneten Korrelationskoeffizienten ergibt.

Bei Berechnung des theoretisch zu erwartenden Zahlenverhältnisses von H 37 × 10 sind nicht nur L und A berücksichtigt, sondern auch

<sup>1)</sup> 1916, Abschnitt IV, S. 134—136.

<sup>2)</sup> W. D. Johannsen, Elemente der exakt. Erblichkeitslehre, 1913.

Tabelle  
Koppelung von Ähren-

Nr.	Jahr-gang	Gene-ration	Zahl	Exp. Spaltung lg lock : lg gest : kz lock : kz gest	Korrelations-koeffizient mit Fehler	Koppelungs-faktor
H 37 × 6	1914	F <sub>2</sub>	220	137 : 24 : 28 : 31	0,385 ± 0,0346	2—3
"	1915	F <sub>2</sub>	181	127 : 7 : 18 : 34	0,703 ± 0,0376	7—8
0139	1915	F <sub>3</sub>	141	89 : 11 : 16 : 25	0,521 ± 0,0614	4
H 37 × 4	1914	F <sub>2</sub>	76	47 : 6 : 7 : 16	0,590 ± 0,0266	5
"	1915	F <sub>2</sub>	507	345 : 39 : 38 : 86	0,595 ± 0,0271	5
0144	1915	F <sub>3</sub>	97	62 : 8 : 11 : 16	0,498 ± 0,076	3—4
H 34 × 27	1915	F <sub>2</sub>	45	29 : 4 : 5 : 7	0,476 ± 0,012	3—4
H spont × 37	1917	F <sub>2</sub>	63	38 : 8 : 8 : 9	0,358 ± 0,1098	2—3
Rückkr. F <sub>1</sub> × 37	1917	F <sub>1</sub> × P <sub>2</sub>	11	4 : 0 : 3 : 4		
H 37 × 15	1917	F <sub>2</sub>	350	238 : 29 : 28 : 55	0,579 ± 0,0155	4—5
Rückkr. 37 × F <sub>1</sub>	1917	P <sub>1</sub> × F <sub>1</sub>	38	12 : 5 : 4 : 17		
H 37 × 10	1916	F <sub>2</sub>	138	99 : 11 : 12 : 16		
H 34 × 40	1917	F <sub>2</sub>	231	137 : 45 : 9 : 43		
0302	1917	F <sub>3</sub>	129	89 : 40		
0303	1917	F <sub>3</sub>	105	88 : 27		
0304	1917	F <sub>3</sub>	99	74 : 23		

U und V, indem aaVVUU und aaVvUU in dieser Kreuzung langgrannig sind.

Man erhält dann folgendes Koppelungsverhältnis:

	Anzahl	lang locker	lang gestaucht	kurz locker	kurz gestaucht
4 : 1 : 1 : 4	1600	1083	192	117	208
5 : 1 : 1 : 5	2304	1585	251	143	325

und danach die in der Tabelle vermerkten Werte durch Umrechnung auf n = 138.

Bei der Kreuzung H 37 × 15 sind die Kapuzen der Auseinandersetzung des vorigen Abschnitts entsprechend als lange Grannen mitgezählt worden (da sie den Faktor A besitzen müssen), die lockeren als „lang locker“, die gestauchten als „lang gestaucht“. Das Verhältnis war folgendes:

## VIII.

## dichte und Grannenlänge.

Theoret. Spaltung 4 : 1 : 1 : 4 lg locker : lg gest : kz locker : kz gest	Theoret. Spaltung 5 : 1 : 1 : 5 lg locker : lg gest : kz locker : kz gest
145,2 ± 7,03 : 19,8 : 19,8 ± 4,24 : 35,2 ± 5,43	148,0 ± 6,95 : 16,8 : 16,8 ± 3,93 : 38,2 ± 5,62
119,5 ± 6,35 : 16,3 : 16,3 ± 3,84 : 28,9 ± 4,92	121,8 ± 5,86 : 18,82 : 18,82 ± 3,63 : 31,4 ± 5,09
93,1 ± 5,61 : 12,7 : 12,7 ± 3,39 : 22,55 ± 4,34	94,9 ± 5,56 : 10,75 : 10,75 ± 3,18 : 24,42 ± 4,5
50,1 ± 4,12 : 6,84 : 6,84 ± 2,49 : 12,14 ± 3,19	51,1 ± 4,08 : 5,8 : 5,8 ± 2,31 : 13,18 ± 3,3
334 ± 10,16 : 45,5 : 45,5 ± 6,74 : 81 ± 8,24	334 ± 10,96 : 38,73 : 38,73 ± 5,97 : 88,1 ± 8,5
64 ± 4,66 : 8,74 : 8,74 ± 2,82 : 15,5 ± 3,36	65,4 ± 4,61 : 7,41 : 7,41 ± 2,67 : 16,9 ± 3,74
29,7 ± 3,18 : 4,04 : 4,04 ± 1,92 : 7,2 ± 2,46	30,3 ± 3,14 : 3,44 : 3,44 ± 1,78 : 7,81 ± 2,54
41,6 ± 3,75 : 5,7 : 5,7 ± 2,28 : 10 ± 2,9	42,4 ± 3,72 : 4,8 : 4,8 ± 2,19 : 10,9 ± 3,3
4,4 : 1,1 : 1,1 : 4,4	4,6 : 0,9 : 0,9 : 4,6
231 ± 8,86 : 31,5 : 31,5 ± 5,35 : 56 ± 6,64	236 ± 8,77 : 26,8 : 26,8 ± 4,96 : 60,8 ± 7,06
15,2 ± 3,02 : 3,8 : 3,8 ± 1,85 : 15,2 ± 3,02	15,8 ± 3,04 : 3,16 : 3,16 ± 1,71 : 15,8 ± 3,04
93,5 ± 5,48 : 16,7 ± 3,82 : 10,1 ± 3,16 : 18 ± 3,96	95 ± 5,44 : 15 ± 3,66 : 8,6 ± 2,94 : 19,5 ± 4,1
133,4 ± 7,5 : 52 ± 6,34 : 12,7 ± 3,46 : 34,6 ± 5,41	134 ± 7,5 : 50 ± 6,25 : 10,3 ± 3,13 : 36,5 ± 5,54

	lang locker	lang gestaucht	kurz locker	kurz gestaucht
Grannen	59	3	29	55
Kapuzen	179	25	—	—
	238	28	29	55

Ganz anders wieder liegen die Dinge bei Kreuzung H 34 × 40. Da haben wir in den uns hier interessierenden Faktoren die Kreuzung aavvUULLmmnn × AAVVuuLLMMnn.

Es besteht hier nun nicht nur eine Koppelung zwischen L und A, sondern noch eine und zwar eine absolute zwischen M und V (oder U). Das geht mit Sicherheit aus den F<sub>3</sub>-Beeten 0302—0304 hervor. Die Korrelationstabelle für 0303 ist wiedergegeben: Korrelationstabelle IV. Unter Berücksichtigung der Koppelung zwischen L und A (4 resp. 5) von Llmmnn gestaucht und aa(VV + Vv)UU langgrannig und von MV (x)

erhält man die in der Tabelle wiedergegebene erwartete Spaltung, die mit der experimentell gefundenen hinreichend übereinstimmt. Die Koppelung  $MV = \infty$  ist nicht immer vorhanden, sie scheint von der Gametenanordnung aller Gruppen und Dichtigkeitsfaktoren in den Elternpflanzen abhängig.

### Umkehrung der Koppelung von $H\ 37 \times 6$ .

Ich komme jetzt auf den Fall zu sprechen, den ich 1916, S. 136 erwähnt habe und der mir damals unverständlich schien, daß nämlich in einem  $F_3$ -Beet 0136 der Kreuzung  $37 \times 6$  das Verhältnis lang locker : lang gestaucht : kurz locker : kurz gestaucht  $= 46 : 23 : 27 : 0$  aufgetreten, also entsprechend der Gametenvereinigung  $1 : 5 : 5 : 1$ , statt  $5 : 1 : 1 : 5$ . Bei näherer Überlegung ist aber ein solches Verhalten sehr wahrscheinlich und es sind auch mehrere entsprechende Fälle bekannt. N. Heribert-Nilsson<sup>1)</sup> hat in seiner Arbeit: Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten ein sehr übersichtliches Schema der Kombinationen für das Faktorenabstoßungsverhältnis  $1 : 7 : 7 : 1$  gegeben.

$AL$	$AL$	$AL$	$AL$	$AI$	$aL$	$al$	$al$	$al$	$al$
$AL$									
$AL$	16			4	4				
$AL$		$AL \times AL$		$AL$	$AL$				16
$AL$			$x$	$x$					
$AL$			$AI$	$aL$					
$AI$	4	$AL \times AI$		$AI$	$AI$				
$AI$			$AL$	$aL$					
$aL$	4	$AL \times aL$		$aL$	$aL$				
$aL$			$x$	$x$					
$aL$			$AL$	$AL$					
$al$	16			4	4				
$al$		$AL \times al$		$AL$	$al$				16
$al$			$x$	$x$					
$al$			$al$	$al$					

Es sei mir gestattet, das entsprechende Schema für das Anziehungsverhältnis  $4 : 1 : 1 : 4$  danach zu konstruieren.

Das besagt für unsern Fall folgendes:

Von den 66 lang-locker-Kombinationen sind ihrer Entstehung nach

- 16  $AL \times AL$ ,
- 32  $AL \times al$ ,
- 8  $AL \times Al$ ,
- 8  $AL \times aL$ ,
- 2  $Al \times aL$ .

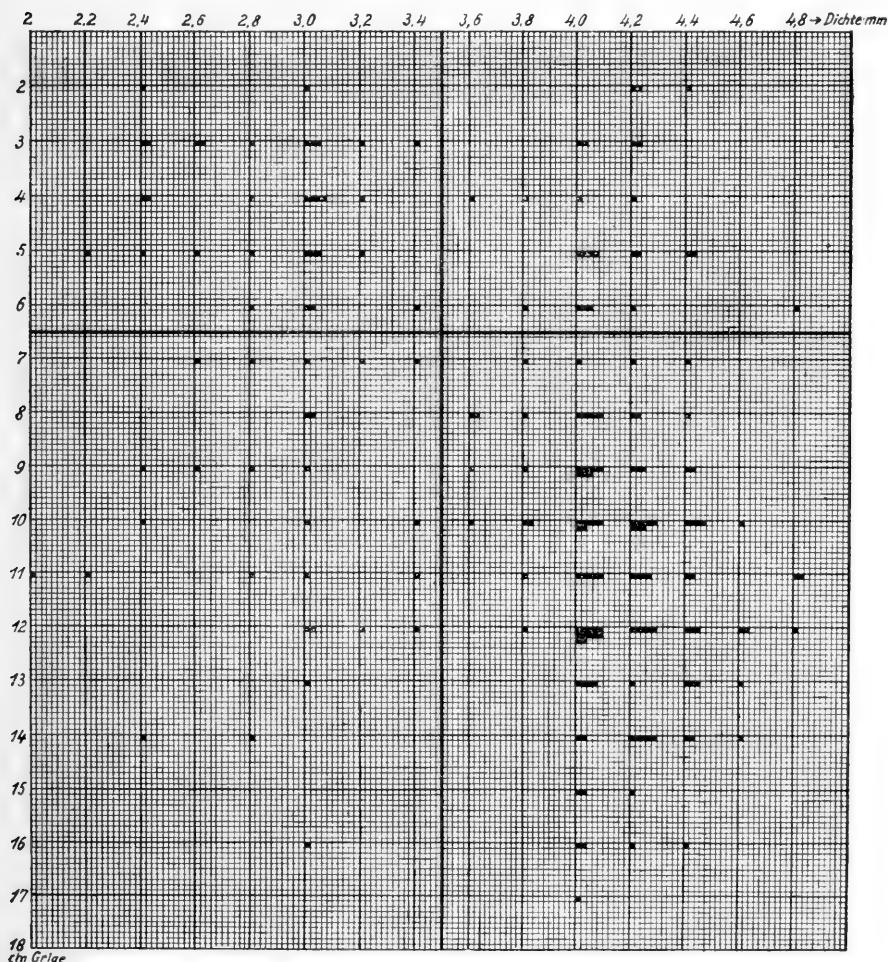
Die  $AL \times AL$ , sowie  $AL \times Al$ ,  $AL \times aL$  werden keine

Koppelung zeigen, da sie nur in einem oder keinem Faktorenpaar unterschieden sind. Die 32  $AL \times al$  müssen wieder dieselbe Koppelung wie  $F_2$  zeigen, also  $4 : 1 : 1 : 4$ . Anders steht es mit den 2  $Al \times aL$ . Bateson und Punnett<sup>2)</sup> haben gefunden, daß in diesem Falle die Koppelung in Abstoßung übergeht.

<sup>1)</sup> N. Heribert-Nilsson, Ber. d. bot. Ges. XXXIV, Heft 10, S. 873.

<sup>2)</sup> Bateson and Punnett, Journal of Genetics, I, S. 293, 1911.

Das tritt offenbar hier bei Gerste auch ein. Die Anziehung ist in Abstoßung umgeschlagen. Es erklärt sich nun auch, weshalb der Fall nur einmal angetroffen wurde: es darf ja nur zweimal unter 66



Korrelationstabelle V.  $F_2$  von H 37  $\times$  6. Grannenlänge/Dichtigkeit.

äußerlich nicht unterscheidbaren lang-locker-Pflanzen auftreten und wenn wir mit der Koppelung 5 rechnen, sogar nur zweimal unter 97. Es ist also ein ganz besonderer Glücksfall gewesen, daß diese Pflanze gerade zur Aussaat ausgesucht wurde.

Tabelle  
Faktorenabstoßung 1:4:4:1 resp.

Nr.	Jahrgang	Generation	Zahl	Exp. Spaltung						
				lg locker	:	lg gest	:	kz locker	:	kz gest
0136	1915	F <sub>3</sub>	96	46	:	23	:	27	:	0
0328	1917	F <sub>4</sub>	116	55	:	29	:	30	:	2
0330	1917	F <sub>4</sub>	107	53	:	28	:	25	:	1
0332	1917	F <sub>4</sub>	108	58	:	23	:	23	:	4
0333	1917	F <sub>4</sub>	96	51	:	16	:	28	:	1
0334	1917	F <sub>4</sub>	76	50	:	12	:	13	:	1
0335	1917	F <sub>4</sub>	74	44	:	14	:	15	:	1
0336	1917	F <sub>4</sub>	115	62	:	23	:	29	:	1
0337	1917	F <sub>4</sub>	72	34	:	14	:	24	:	0

Bei den Nachkommen dieses Beetes mit der umgekehrten Koppelung müssen wir nun folgendes erwarten:

Unter 51 lang-locker-Pflanzen sind ihrer Entstehung nach

- 1 AL × AL konstant,
- 32 Al × aL 1 : 4 : 4 : 1,
- 8 AL × Al }                            keine sichtbare Koppelung,
- 8 AL × aL }                                 2 AL × al 4 : 1 : 1 : 4.

Jetzt müssen also wieder zwei von 51 Pflanzen Faktorenanziehung zeigen. Von den zehn Beeten, die ich zur Kontrolle der Faktorenabstoßung und in der Hoffnung, wieder eine Anziehung zu finden, ausgesät habe, zeigte keine diesen Fall. Von den zehn Beeten spalteten acht, wie Tabelle IX zeigt, nach dem Abstoßungsverhältnis 1 : 4 : 4 : 1: theoretisch zu erwarten wären  $\frac{32 \cdot 10}{51} = 6,3$  gewesen, die Umkehr dagegen nur zweimal auf 51 Beeten.

Die Korrelationstabellen V und VI geben für F<sub>2</sub> die Koppelung 4 : 1 : 1 : 4, für 0336 die Abstoßung 1 : 4 : 4 : 1 wieder.

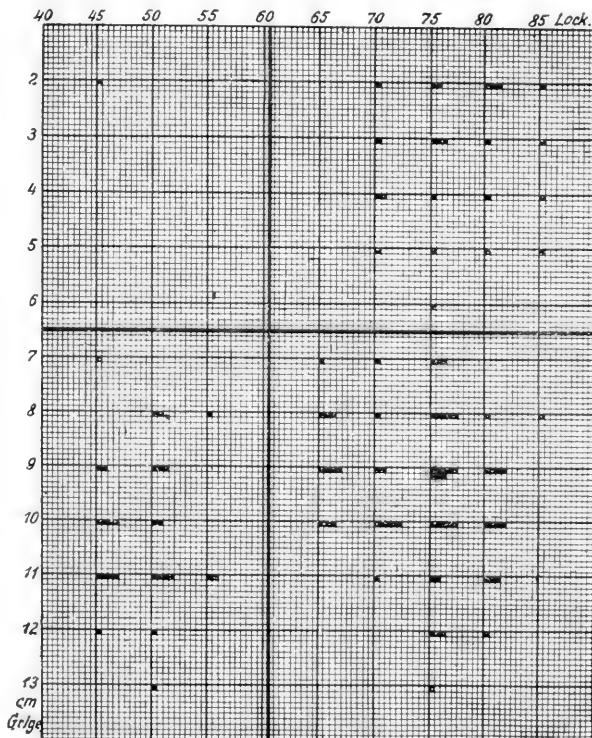
Ich habe hier immer so gerechnet, als wäre der Koppelungsfaktor 4 und nicht wie früher angegeben 5. Eine Entscheidung ist auch jetzt nach dem bedeutend größeren Material schwer. Nach dem Korrelationskoeffizienten ist 4 wahrscheinlicher, da er nur einmal größer als dem Koppelungsfaktor für 5 (Korrelationskoeffizient 0,593)

## IX.

1:5:5:1 in Kreuzung H 37  $\times$  6.

Theoret. Spaltung 1:4:4:1 lg locker: lg gest: kz locker: kz gest	Theoret. Spaltung 1:5:5:1 lg locker: lg gest: kz locker: kz gest
48,9 $\pm$ 4,89 : 23,1 : 23,1 $\pm$ 4,21 : 0,96 $\pm$ 0,97	48,7 $\pm$ 4,89 : 23,35 : 23,35 $\pm$ 4,2 : 0,67 $\pm$ 6,82
59,2 $\pm$ 5,37 : 27,8 : 27,8 $\pm$ 4,60 : 1,16 $\pm$ 1,07	58,9 $\pm$ 5,38 : 28,22 : 28,22 $\pm$ 4,61 : 0,81 $\pm$ 0,90
54,7 $\pm$ 5,16 : 25,7 : 25,7 $\pm$ 4,42 : 1,07 $\pm$ 1,03	54,3 $\pm$ 5,21 : 26,1 : 26,1 $\pm$ 4,4 : 0,74 $\pm$ 0,86
55,2 $\pm$ 5,2 : 25,95 : 25,95 $\pm$ 4,44 : 1,08 $\pm$ 1,04	54,8 $\pm$ 5,2 : 26,25 : 26,25 $\pm$ 4,46 : 0,75 $\pm$ 0,86
48,9 $\pm$ 4,89 : 23,1 : 23,1 $\pm$ 4,21 : 0,96 $\pm$ 0,97	48,6 $\pm$ 4,80 : 23,32 : 23,32 $\pm$ 4,2 : 0,67 $\pm$ 0,82
38,8 $\pm$ 4,36 : 18,2 : 18,2 $\pm$ 3,72 : 0,76 $\pm$ 0,87	38,5 $\pm$ 4,36 : 18,46 : 18,46 $\pm$ 3,74 : 0,53 $\pm$ 0,73
37,7 $\pm$ 4,29 : 17,74 : 17,74 $\pm$ 3,67 : 0,74 $\pm$ 0,86	37,6 $\pm$ 4,29 : 18 : 18 $\pm$ 3,68 : 0,51 $\pm$ 0,71
58,7 $\pm$ 5,36 : 27,6 : 27,6 $\pm$ 4,57 : 1,15 $\pm$ 1,06	58,4 $\pm$ 5,17 : 28 : 28 $\pm$ 4,6 : 0,80 $\pm$ 0,89
36,7 $\pm$ 4,23 : 17,27 : 17,27 $\pm$ 3,59 : 0,72 $\pm$ 0,84	36,5 $\pm$ 4,18 : 17,5 : 17,5 $\pm$ 3,58 : 0,50 $\pm$ 0,71

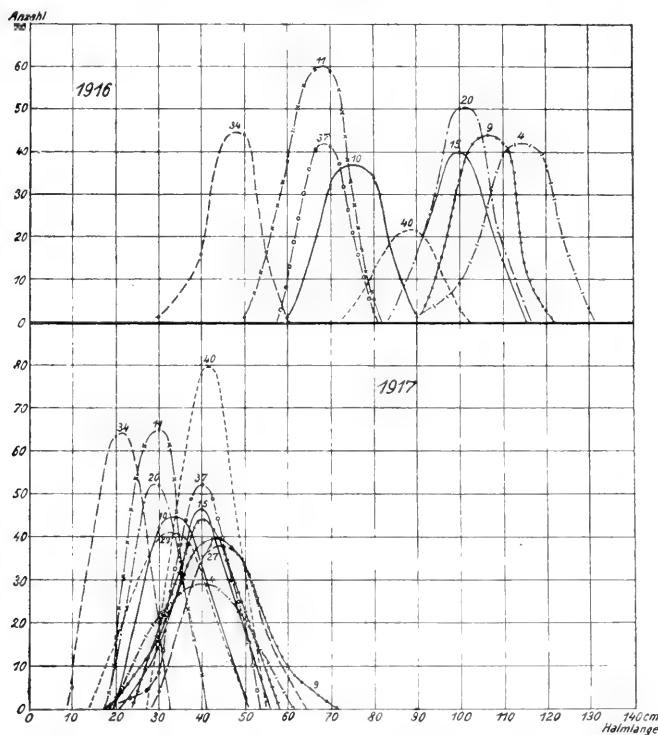
entspricht, aber öfters kleiner als für 4 (Korrelationskoeffizient 0,520) ist. Die Rückkreuzungen lassen uns hier leider im Stich, da man bei jeder Rückkreuzung nur ein Korn erhält. Die einzige Rückkreuzung, die ich in etwas größerer Individuenzahl erhielt, H 37  $\times$  (H 37  $\times$  15), scheint mir, eher für 4 als für 5 zu sprechen. Die Möglichkeit eines nicht ganz festen sondern variablen Kopplungsverhältnisses ist nach den Arbeiten der Morgansehen Schule mehr als unwahrscheinlich.



Korrelationstabelle VI. 0336 =  $F_4$  von H 37  $\times$  6.  
Grannenlänge/Lockerkeit.

## VII. Halmlänge.

Unter Halmlänge verstehe ich die Länge des bestentwickelten Halmes ohne Ähre. Wie ich schon in der Einleitung auseinander gesetzt habe, ist dieser Charakter von äußeren Einflüssen sehr abhängig. Die Kurventafel VII gibt die Halmlängen der reinen Linien 1916 und 1917 wieder<sup>1)</sup>. Wie man sieht, sind die Längen nicht nur bedeutend geringer



Kurventafel VII. Halmlängen 1916 und 1917.

1917, sondern, was für die Untersuchung viel unangenehmer ist, sehr viel weniger zu unterscheiden. Es traf sich daher recht ungünstig, daß ich gerade 1917 meine Aussaaten zur Untersuchung der Länge gemacht hatte. Wenn ich so nicht in der Lage bin, ein umfassendes Bild zu geben, so möchte ich doch einige interessante und sicherstehende Ergebnisse mitteilen.

<sup>1)</sup> Mittelwerte, Seite 68.

Eine große Fehlerquelle sind wegen der großen Modifikationsbreite alle nicht unter absolut denselben Bedingungen gezogenen Pflanzen und dahin gehören alle Randpflanzen. Hätte ich aber diese fortgelassen, so hätte 1916 und 1917 jede fünfte, in den früheren Jahren jede zweite Pflanze fortlassen müssen. Dazu kommt noch, daß ich aus Zeitmangel viele Beete ohne Numerierung der einzelnen Pflanzen ernten mußte, also bei der Untersuchung nicht mehr feststellen konnte, welches Randpflanzen gewesen waren. Um darum möglichst einheitliche Verhältnisse zu schaffen, habe ich die Randpflanzen ein für allemal mitgezählt. Der Fehler, der dadurch entsteht, liegt allemal in derselben Richtung, nämlich der zu großen Länge. Ein Beispiel möge die Größe des Fehlers zeigen.

Bei der Kreuzung H 34 × 37 war das Verhältnis hoch : niedrig ohne Randpflanzen 373 : 119, das ist bezogen auf  $3 : 1 = 3,04 : 0,96$ , mit " 532 : 135, " " " "  $3 : 1 = 3,20 : 0,80$ .

Wenn man dies im Auge behält, wird man, glaube ich, die Verhältnisse richtig beurteilen.

Die Kreuzungen, bei denen keine Spaltung eintrat, waren  $H\ 11 \times 29$ ,  $H\ 9 \times 20$ ,  $H\ 10 \times 11$ ,  $H\ 9 \times 11$ . Sie zeigen schöne regelmäßige eingipflige Kurven in  $F_2$ . Man wird daher wohl mit Recht vermuten, daß die Eltern sich in keinem wesentlichen Höhenfaktor unterscheiden. (Der Fall, daß sie sich in soviel Erbeinheiten unterscheiden, daß die Kombinationen sich zu einer einheitlichen Kurve ergänzen, ist allerdings auch nicht ausgeschlossen aber hier unwahrscheinlich.) Spaltung dagegen zeigen alle Kreuzungen mit  $H\ 34$ , also  $H\ 34 \times 37$ ,  $H\ 34 \times 27$ ,  $H\ 34 \times 40$ ,  $H\ 34 \times 11$ .  $H\ 34$  hat, wie wir auf der Tabelle Seite 100 und Kurventafel VII sehen, die weitaus kürzeste Halmlänge. Die Verhältniszahlen für diese Kreuzungen sind folgende: (s. Tabelle X auf S. 100).

Das Spaltungsverhältnis hoch : niedrig ist nicht einwandfrei 3 : 1, wobei allerdings Faktoren nach Art von M, N bei Dichte oder U, V bei Grannenlänge einige Abweichung bewirken. Daß wir solche Faktoren außer einem Höhefaktor einführen müssen, sehen wir aus den Mittelwerten der letzten Kreuzung H 34 × 40, wo die rezessive Kurve  $\geq$  H 34, die dominierende  $\geq$  H 40 sein kann.

Nennen wir den Hauptfaktor für Höhe H, die Nebenfaktoren I und J, von denen  $I > J$  sei. Alle hh-Pflanzen sind niedrig in einer Kreuzung, wo H vorkommt. In einer Kreuzung ganz ohne H tritt Spaltung in  $H + 2Ji : ii$  ein.

### Tabelle X. Halm längenspaltung.

Jahrgang	Kreuzung	Generation	Anzahl	Hoch : niedrig	3:1 exp. theor. Fehler	$M_1 + m_1$	$M_2 + m_2$
1917	H 34 × 37	F <sub>2</sub>	673	507 : 166	3,02 : 0,98 ± 0,02 ± 0,07		
1914	H 34 × 11	F <sub>2</sub>	479	375 : 104	3,13 : 0,87 ± 0,13 ± 0,08		
1915	H 34 × 27	F <sub>2</sub>	166	126 : 40	3,04 : 0,96 ± 0,04 ± 0,13		
1916	0267	F <sub>3</sub>	100	79 : 21	3,16 : 0,84 ± 0,16 ± 0,17		
1916	0270	F <sub>3</sub>	23	17 : 6	2,96 : 1,04 ± 0,04 ± 0,36		
1916	H 34 × 40	F <sub>2</sub>	230	184 : 46	3,20 : 0,80 ± 0,20 ± 0,11		
1917	0302	F <sub>3</sub>	125	86 : 39	2,75 : 1,25 ± 0,25 ± 0,15	45,09 ± 0,68	23,75 ± 0,54
1917	0303	F <sub>3</sub>	115	87 : 28	3,02 : 0,98 ± 0,02 ± 0,16	43,2 ± 0,2	24,29 ± 0,77
1917	0304	F <sub>3</sub>	99	74 : 25	2,98 : 1,02 ± 0,02 ± 0,17	45,34 ± 0,78	25,33 ± 0,66
1917	0305	F <sub>3</sub>	84			51,25 ± 0,57	
1917	0306	F <sub>3</sub>	141				27,14 ± 0,40
1917	0301	F <sub>3</sub>	38				32,1 ± 1,11
1917	H 34	P <sub>1</sub>	88				26,76 ± 0,47
1917	H 40	P <sub>2</sub>	126			46,98 ± 0,48	

Es mögen nun heißen

H 34	.	.	.	.	.	hhiiJJ,
H 37	.	.	.	.	.	hhIIjj,
H 9, 10, 11, 20	.	.	.	.	.	HHii,
H 27	.	.	.	.	.	HHII,
H 40	.	.	.	.	.	HHIIjj
<i>H spontaneum</i>	.	.	.	.	.	HHII.

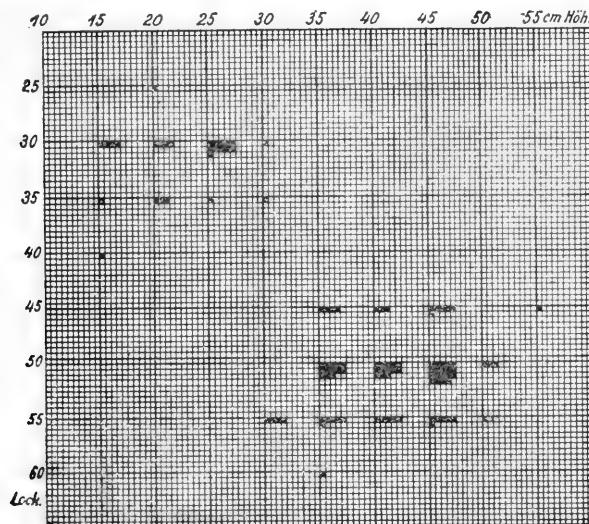
### VIII. Korrelation von Halmlänge mit Grannenlänge und Dichtigkeit.

Interessant wird die Höhe dadurch, daß die Faktoren in bemerkenswerter Weise mit den Faktoren für Grannenlänge und Lockerkeit gekoppelt sind.

1917 erhielt ich drei F<sub>3</sub>-Beete der Kreuzung H 34 × 40, die sehr merkwürdig aussahen: neben hohen lockeren langgrannigen Pflanzen standen kleine gestauchte kurzgrannige Exemplare. Die genauere Untersuchung ergab denn auch, daß andere als diese beiden Kategorien nicht gebildet wurden. Ich habe in Abschnitt VI die Korrelationstabelle von 0303, einem dieser Beete, für Lockerkeit/Grannenlänge wiedergegeben, es seien

- hier noch die entsprechenden für Lockerkeit/Höhe VIII und Grannenlänge/Höhe IX wiedergegeben: alle drei entsprechen sich vollkommen. Es sind dieselben Pflanzen, die locker hoch und locker lang, die gestaucht niedrig und gestaucht kurz sind.

Durch diesen extremen Fall aufmerksam gemacht, stellte ich die Korrelationstabellen für verschiedene der spaltenden  $F_2$ -Generationen auf, und fand bei  $H 34 \times 40$ ,  $H 34 \times 27$ ,  $H 34 \times 37$ ,  $H 34 \times 11$  gleichfalls Koppelungen, nur äußerten sie sich verschieden, je nach den Faktoren für Grannenlänge, Lockerkeit und Halmhöhe, die sie enthielten.



Korrelationstabelle VIII. 0303 =  $F_2$  von  $H 34 \times 40$ .  
Lockerkeit/Höhe.

Ich gebe nun zuerst die Theorie und wende sie dann auf die Kreuzungen an:

Die Faktoren für Grannenlänge waren A, V, U,  
" " " Lockerkeit " L, M, N,  
" " " Höhe " H, I, J.

Nach Abschnitt VI hatten wir die Koppelungen

$$\text{I. } AL : Al : aL : al = 5 : 1 : 1 : 5,$$

$$\text{II. } MV : Mv : mV : mv = \infty : 1 : 1 : \infty.$$

Wir müssen jetzt dazu annehmen

$$\text{III. } AH : Ah : aH : ah = \infty : 1 : 1 : \infty,$$

$$\text{IV. } VI : Vi : vI : vi = \infty : 1 : 1 : \infty,$$

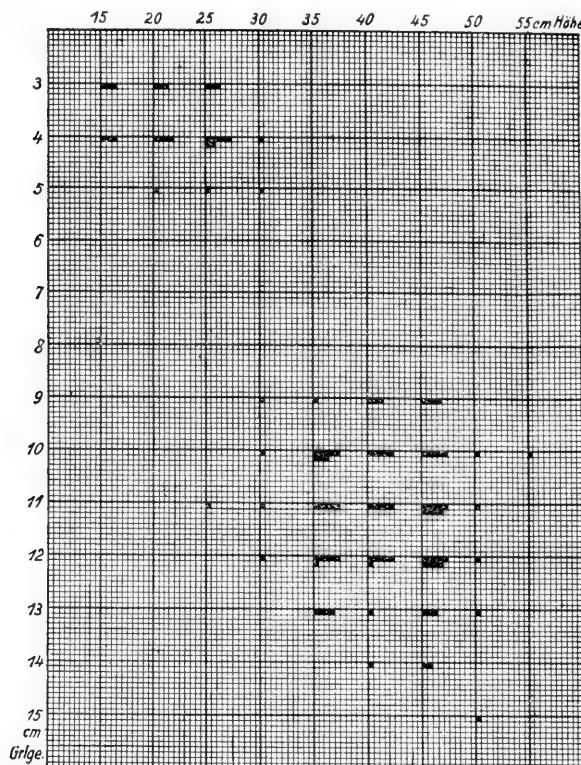
daraus folgt ferner

$$\text{V. LH : Lh : IH : lh} = 5 : 1 : 1 : 5,$$

$$\text{VI. MI : Mi : mI : mi} = \infty : 1 : 1 : \infty.$$

a) Was besagt das nun für die einfachste Kreuzung H 34  $\times$  37?  
Diese hatte die Formel

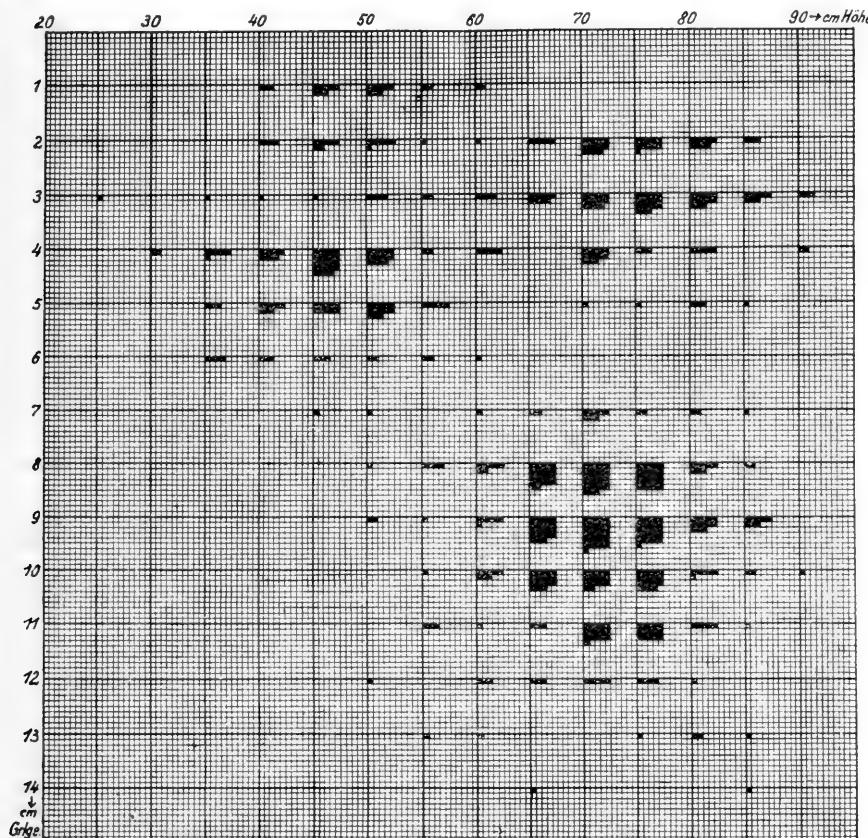
$$\text{llmmnnaavvUUhhiiJJ} \times \text{lMMnnaaVVuuhhIIjj}.$$



Korrelationstabelle IX. 0303 =  $F_3$  von H 34  $\times$  40.  
Grannenlänge/Höhe.

Hier treten nur die Koppelungen II, IV, VI auf, von diesen ist II und VI nicht zu prüfen, da alle ll-Pflanzen ohne Ausnahme gestaucht sind. Es bleibt also nur VI : Vi : vI : vi =  $\infty : 1 : 1 : \infty$ , wobei das Unendlichzeichen bedeutet, daß die Kombinationen VI und vi unendlich oft gegen vI und Vi gebildet wurden, d. h. also, daß nur VI und vi gebildet werden.

Wir müssen uns nun aus Abschnitt „Grannenlänge“ daran erinnern, daß aaVvUu halblange : kurze Grannen gibt im Verhältnis 9 : 7.



Korrelationstabelle X. F<sub>2</sub> von H 34 × 37. Gränenlänge/Höhe.

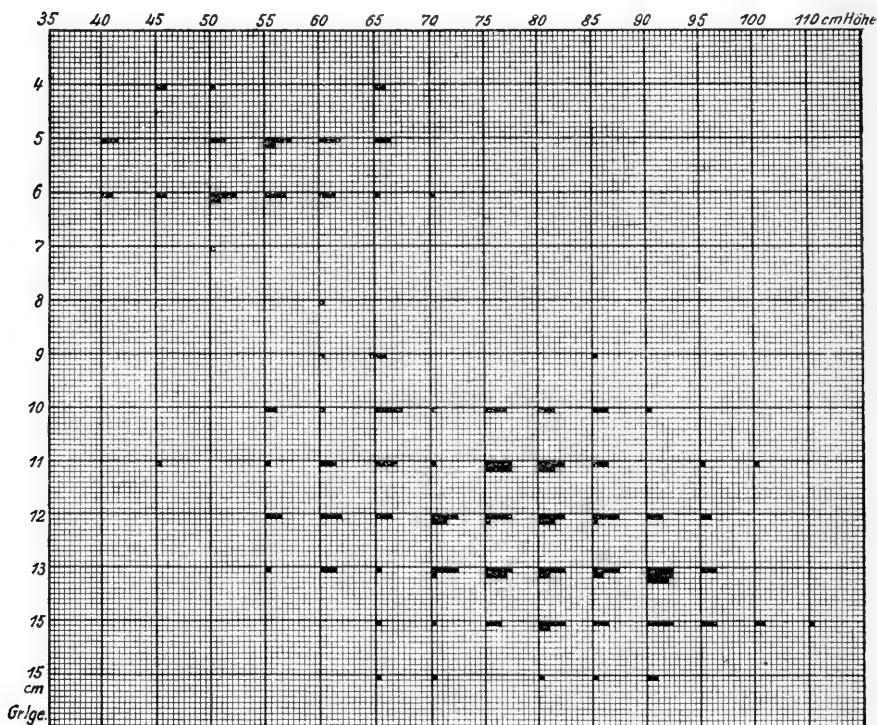
U mendelt unabhängig, VI gemeinsam, das gibt also:

UUUVVII lang hoch,

- 2 UUVvIi      "      "
- Uuvvii      kurz niedrig,      also lg hoch : kz hoch : lg niedrig : kz niedrig
- 2 UuVVII      lang hoch,                  9      :      3      :      0      :      4
- 4 UuVvIi      "      "
- 2 Uuvvii      kurz niedrig,
- uuVVII      kurz hoch,
- 2 uuVvIi      "      "
- uuvvii      kurz niedrig.

Wie wir aus der Korrelationstabelle X ersehen, ist das tatsächlich der Fall:

1. treten keine langgrannigen niedrigen Pflanzen auf,
2. ist das Verhältnis lang hoch : kurz hoch : kurz niedrig = 366 : 141 : 166,  
also auf 9 : 3 : 4 bezogen = 8,71 : 3,35 : 3,94.



Korrelationstabelle XI.  $F_2$  von  $H 34 \times 40$ . Grannenlänge/Höhe.

b) Viel komplizierter liegt der Fall bei der Kreuzung  $H 34 \times 40$ . Wir mußten da die Formel

$$l l m m n n a a v v U U h h i i J J \times L L M M N n A A V V u u H H I I j j$$

annehmen, also außer n lauter Heterozygoten und alle sechs Koppelungsverhältnisse.

Betrachten wir einmal nur Höhe und Grannenlänge, so sind A und H, V und I fest verkoppelt. Erinnern wir uns daran, daß  $a a U U (V v + V V)$  lange Grannen geben, so erhalten wir

lang hoch : kurz hoch : lang niedrig : kurz niedrig

HHA AVVII	$\times (UU + 2\ Uu + uu)$	4			
2 " VvIi	$\times$	"	8		
" vvii	$\times$	"	4		
2 HhAaVVII	$\times$	"	8		
4 " VvIi	$\times$	"	16		
2 " vvii	$\times$	"	8		
hhaaVVII	$\times$	"		1	3
2 " VvIi	$\times$	"		2	6
" vvii	$\times$	"		1	3
			48	:	0
				:	4
				:	12

Es treten also hier keine kurzgrannigen hohen Exemplare auf (während in voriger Kreuzung keine langgrannigen niedrigen auftraten). Auch dies zeigt die Korrelationstabelle XI sehr schön. Die langgrannigen hohen und niedrigen sind wegen der vielen Faktoren nicht zu trennen. Das Verhältnis lang : kurz ist 52 : 12 oder 13 : 3, wie wir schon im Abschnitt „Grannenlänge“ zeigten.

Gehen wir jetzt zu Dichte und Höhe über, so haben wir da die Koppelungen  $LH : Lh : IH : Ih = 5 : 1 : 1 : 5$

VI : vi = n : n zu berücksichtigen, ferner nach Abschnitt Ährendichte, daß die Kombination Llmmnn gestaucht ist. Dann erhalten wir

lock hoch : lock niedr : gest hoch : gest niedr.

25 LLHH	$\times (MMII + 2\ MmIi + mmii)$	100			
10 LLHh	$\times$	"	40		
10 LlHH	$\times$	"	30		10
50 LlHh	$\times$	"	150		50
10 Llhh	$\times$	"		30	10
10 llHh	$\times$	"			40
1 llHH	$\times$	"			4
1 LLhh	$\times$	"		4	
25 llhh	$\times$	"			100

$$142 \times 4 = 568 \quad 320 : 34 : 104 : 110$$

Das gibt bezogen auf  $n = 230 = 130 : 14 : 42 : 45$

und wenn der Koppelungsfaktor = 4 ist  $127 : 16 : 45 : 42$

und experimentell gefunden  $126 : 14 : 36 : 54$ .

Bei den  $F_3$ -Beeten schließlich fallen einige Faktorenpaare fort, so daß wir die Beziehung VI, die in  $F_2$  nicht zutage tritt, prüfen können.

Wir haben da die Formel aaVvUullMmnnhhII und daraus die Höhenkoppelungen MI : mi = n : n,

$$VI : vi = n : n.$$

aaVVIIUU   3	halblang	llMMII   3	halblocker
2 aaVvIiUU   : halbhoch		2 llMmIi   : halbhoch	
aavviiUU 1 kurz niedrig		llmmii 1 gestaucht niedrig.	

Siehe hierzu die Korrelationstabellen VIII und IX und die Werte auf Tabelle X.

In den Kreuzungen H  $34 \times 11$  und H  $34 \times 27$  liegen die Dinge ganz analog, ich gehe darum nicht weiter darauf ein.

Es drängt sich hier unwillkürlich die Frage auf: haben wir es bei diesen vielen absoluten Koppelungen überhaupt mit „Koppelungen“ verbotenus zu tun, oder äußert sich ein Faktor auf verschiedene Weise: als Höhen- und Grannenfaktor, als Lockerkeits- und Grannenlänge usw. Die praktische Bedeutung der Frage ist ja hier gering, da wir es mit so vielen Komplikationen zu tun haben, daß wir jeden gewünschten Typ herstellen können, auch wenn die Korrelation „unbrechbar“ ist. Ich glaube aus folgenden Gründen, daß es sich um verschiedene gekoppelte Gene handelt: einmal, weil man bei reinem Material keine korrelative Variabilität findet. Denn da infolge der Modifikationsbreite jedes Material Variationen zeigt, müßte man annehmen, daß, wenn es um eine physiologische Korrelation handelt, die + -Schwankung der einen Eigenschaft auch eine + -Schwankung der anderen Eigenschaft hervorruft usw. Man würde dann auch bei reinem Material eine schräge Korrelationslinie erhalten. Das ist nun ganz und gar nicht der Fall bei diesen Eigenschaften: trägt man eine Eigenschaft als Funktion der andern auf, so erhält man das Bild einer gänzlich fehlenden Beziehung. Im Gegenteil, Pflanzen, die aus irgend einem Grunde verkümmert sind, fallen vollkommen aus der Korrelationstafel von reinen Linien sowohl als auch von Kreuzungen heraus.

Anders liegt es bei einer anderen Eigenschaft, für die vielfach in der landwirtschaftlichen Literatur Korrelation mit allen möglichen Halm-eigenschaften angegeben wird, der Ährenlänge. Die Ährenlänge ist = Spindelgliedlänge  $\times$  Anzahl Spindelglieder. Die Anzahl Spindelglieder ist wieder abhängig von der Halmlänge und Halmdicke usw. Wir werden also unter Umständen eine absolute Koppelung von Ährenlänge und Lockerkeit, oder Ährenlänge und Halmhöhe finden, ohne von einer Koppelung von Eigenschaften reden zu dürfen. Tatsächlich fallen denn auch die abweichenden Exemplare, Kümmerlinge usw. mit ihren Werten

nicht aus den für normale Pflanzen heraus d. h. die Eigenschaften zeigen bei ihnen dasselbe Verknüpfungsgesetz.

Die Aufstellung von Korrelationen begegnet uns in der landwirtschaftlichen Literatur auf Schritt und Tritt, ohne daß es gelingen könnte, viel Wertvolles dabei zu finden. Entweder handelt es sich um physiologische Gleichgewichtszustände oder die Angaben sind falsch. Aus dem vorzugsweise gemeinsamen Auftreten verschiedener Eigenschaften darf man doch noch nicht auf eine Korrelation schließen! Doch darüber ist schon oft genug geredet worden, ich weise darum nur auf die Darstellungen bei Johannsen, Elemente usw. und für landwirtschaftliche Literatur speziell über Korrelationen in Fruwirths Züchtung usw. Bd. IV, S. 14—23, 1910, hin.

### IX. Zähnung<sup>1)</sup>.

Über die Zähnungsfaktoren  $GgG'g'$  sowie die Faktorenabstoßung mit Z, dem Faktor für Zweizeitigkeit, habe ich nichts Neues hinzuzufügen. Nur muß H 20 die Formel  $ggG'G'$  nicht  $GGg'g'$ , wie ich früher angab, haben.

Was die feinen Zähne, die die dritte Art Zähnung bewirken, anbelangt, so habe ich an unreifem Material feststellen können, daß sie nicht nur auf den Nerven der äußeren Blütenspelzen stehen, wie die durch G und G' bedingten Zähne, sondern daß sie sich auf beide Seiten der ganzen äußeren und inneren Blütenspelze erstrecken und zwar auf die äußere Epidermis in reichlichem Maße, auf die innere Epidermis, die später mit dem Korn verwächst, viel seltener. Zähne auf der Innenseite der Blütenspelzen zeigen alle Gersten, die ich untersucht habe, selbst die  $ggg'g'$ -Gersten. Bei beiden Spelzen zeigt die äußere Epidermis starkgewellte Zellwände und viele Spaltöffnungen, die innere dagegen fast glatte Zellwände und vereinzelte Spaltöffnungen. Einen Wert haben ja die Zähne nicht mehr, wenn das Korn erst mit der Spelze verwachsen ist. Vielleicht kann man aus ihrem Vorhandensein schließen, daß auch die Zähne auf der Oberseite der Deckspelze nur eine Funktion für die Blüte, nicht aber für das reifende Korn zu erfüllen haben. Bekanntlich ist man sich über den Zweck der Zähne noch gar nicht im klaren. Da man annimmt, daß die nackten aus den bespelzten Gersten entstanden sind, kann es ja keine atavistische Eigenschaft sein.

---

<sup>1)</sup> 1916, Abschnitt VI, S. 144—147.

### X. Bespelzte — nackte Körner.

Wie schon oben erwähnt, ist die Gerstenblüte von zwei Spelzen umgeben; verwachsen diese mit dem heranwachsenden Korn, so erhalten wir bespelzte Gersten, tun sie dies nicht, so haben wir nackte Sorten. Unsere europäischen Gersten sind alle bespelzt, die Kapuzen und sonst viele orientalischen Sorten dagegen nackt. Koernicke nimmt an, daß die nackten Gersten dadurch aus den bespelzten entstanden seien, daß einzelne Körner der bespelzten Sorten ihre Bespelzung verloren und sich dies vererbt hätte.

Weder die Dicke noch die Struktur der Samenschale schien mir bei nackten und bespelzten Sorten viel Unterschiede aufzuweisen (mit Ausnahme der Farbe). Die Dicke der Samenschale ist etwa  $30-70\ \mu$ , der 2—3reihigen Aleuronenschicht  $50-60\ \mu$ , der Spelzen  $50-80\ \mu$ .

Die Vererbungsweise ist von Biffen<sup>1)</sup>, v. Tschermak<sup>2)</sup> und Blaringhem<sup>3)</sup> untersucht worden. Nach Biffen ist  $F_1$  intermediär, in  $F_2$  ist die Entscheidung schwer, wohl  $3:1$ , wobei bespelzt dominiert.

Nach v. Tschermak dominiert resp. prävaliert bespelzt. In den Fällen reiner Spaltung und Dominanz ist die Spaltung in  $F_2$   $3:1$ . Nach bloßer Prävalenz ist die Spaltung stets unrein in bespelzt, halbnackt und nackt. Die bespelzten Körner sind z. T. konstant, z. T. spalten sie wieder in 3 bespelzt : 1 nackt. Die halbnackten spalten nach allen drei Formen, die nackten sind konstant. Halbnackt + bespelzt : nackt ist stets  $3:1$ .

Meine Beobachtungen decken sich vollkommen mit denen v. Tschermaks. Wie aus Tabelle XI hervorgeht, ist fast durchgängig bespelzt : nackt =  $3:1$ . Hierbei habe ich bespelzt und halbbespelzt zusammengezogen. Es ist nämlich so gut wie unmöglich, die halbnackten, fast bespelzten und bespelzten zu trennen, da oft jedes Korn anders bespelzt ist. Die Bespelzung ist außerordentlich abhängig von äußeren Bedingungen. So hatte ich 1916 ein Beet (0209) vergessen auszusäen und holte dies vier Wochen später nach. Dadurch fiel die Blüh- und Reifezeit in eine Regenperiode. Der Erfolg war der, daß das ganze Beet schlecht bespelzt war und doch stammte es aus der Kreuzung H 37  $\times$  6, wo beide Eltern sehr gut bespelzt sind. Ich säte nun dies Jahr (1917) vier von diesen schlecht bespelzten Pflanzen aus und fand

<sup>1)</sup> Biffen, Journ. of agric. Science II, S. 183—206, 1907.

<sup>2)</sup> v. Tschermak, Fruwirths Züchtung der landw. K. IV, S. 311, 1910.

<sup>3)</sup> Blaringhem, C. R. 1908 und 1913.

Tabelle XI.

Nr.	Ab-stammung	Gene-ration	Jahr-gang	An-zahl	Besp : nackt	Theor. 3:1 + exp. + theor. Fehler
01/02	9 × 20	F <sub>2</sub>	1914	781	554: 227	2,84: 1,16 ± 0,16 ± 0,06
0151	9 × 20	F <sub>3</sub>	1915	94	76: 18	3,24: 0,76 ± 0,24 ± 0,18
0277	9 × 20	F <sub>5</sub>	1917	153	114: 39	2,98: 1,02 ± 0,02 ± 0,14
05	3 × 15	F <sub>2</sub>	1914	155	124: 31	3,20: 0,80 ± 0,20 ± 0,14
06	11 × 29	F <sub>2</sub>	1914	138	102: 36	2,96: 1,04 ± 0,04 ± 0,15
0122	11 × 29	F <sub>3</sub>	1915	62	48: 14	3,10: 0,90 ± 0,10 ± 0,22
0179	0122	F <sub>4</sub>	1916	101	75: 26	2,96: 1,04 ± 0,04 ± 0,17
0123		F <sub>3</sub>	1915	79	63: 16	3,19: 0,81 ± 0,19 ± 0,20
0181	0123	F <sub>4</sub>	1916	76	57: 19	3,00: 1,00 ± 0,00 ± 0,20
0124		F <sub>3</sub>	1915	83	60: 23	2,89: 1,11 ± 0,11 ± 0,19
0126		F <sub>3</sub>	1915	25	14: 11	2,24: 1,76 ± 0,76 ± 0,35
0128		F <sub>3</sub>	1915	61	60: 1	
0129		F <sub>3</sub>	1915	65	52: 13	3,20: 0,80 ± 0,20 ± 0,21
0130		F <sub>3</sub>	1915	17	11: 6	2,59: 1,41 ± 0,41 ± 0,42
13 × 23		F <sub>2</sub>	1915	475	339: 135	2,86: 1,14 ± 0,14 ± 0,08
0249		F <sub>3</sub>	1916	51	34: 17	2,66: 1,34 ± 0,34 ± 0,24
0250		F <sub>3</sub>	1916	32	24: 8	3,00: 1,00 ± 0,00 ± 0,31
34 × 27		F <sub>2</sub>	1915	161	120: 41	2,98: 1,02 ± 0,02 ± 0,14
0269		F <sub>3</sub>	1916	18	14: 4	3,11: 0,89 ± 0,11 ± 0,41
0270		F <sub>3</sub>	1916	24	18: 6	3,00: 1,00 ± 0,00 ± 0,35
34 × 40		F <sub>2</sub>	1916	233	172: 61	2,95: 1,05 ± 0,05 ± 0,11
0301		F <sub>3</sub>	1917	38	30: 8	3,16: 0,84 ± 0,16 ± 0,28
0306		F <sub>3</sub>	1917	141	113: 28	3,16: 0,84 ± 0,16 ± 0,15
37 × 15		F <sub>2</sub>	1917	350	272: 78	3,11: 0,89 ± 0,11 ± 0,09

in dem trockenen Sommer vorzüglichen Spelzenschluß. Die Güte des Spelzenschlusses ist von großer praktischer Bedeutung, da nach ihm die Gerste bewertet wird. Ist die Spelze sehr fein und legt sich dem Korn fest an, so entstehen beim Wachstum auf der Rückseite des Korns feine Querfalten, Kräuselung genannt. Diese hält man für ein Kriterium von hohem Extraktstoff und geringem Stickstoffgehalt.

Kreuzungen bespelzter Sorten untereinander gaben immer bespelzte Körner, nackter unter sich nackte. Ob es sich trotz des Spaltungsverhältnisses 3:1 bei Kreuzung bespelzter und nackter Sorten um nur ein Faktorenpaar handelt, möchte ich nicht entscheiden. Ich glaube

jedoch das Gegenteil, da ich in einer Kreuzung als Nachkommen halbbespelzter Körner nur halbbespelzte Nachkommen erhielt. Diese halbbespelzten Körner sehen anders aus als die gewöhnlichen Übergangsformen von bespelzt zu nackt: die Rückenspelze ist fest und gekräuselt angewachsen, die Vorderspelze dagegen ganz lose.

Ich komme nun zu den Versuchen Blaringhems und damit der Frage, ob die verschiedene Bespelzung, die Körner derselben Äre zeigen können, etwas über die Bespelzung der aus ihnen hervorgehenden Pflanzen aussagt.

Blaringhem kreuzte eine zweizeilige bespelzte *nutans*-Form mit einer zweizeiligen Nacktgerste und erhielt in zwei Kreuzungen A und B auf der F<sub>1</sub>-Pflanze folgende Körner.

	Ähren	Körner	Bespelzt	Halbnackt	Nackt
A . . . . .	6	188	172	16	0
B . . . . .	8	185	92	57	36

Unter halbnackt versteht er Körner, die innen fest, außen lose sind.

Das Auftreten der verschiedenen Typen auf einer Pflanze nennt er Mosaik.

Er säte nun diese Körner getrennt aus und erhielt folgendes:

- die nackten Körner gaben nur nackte Körner,

2.	Ausgesät	Anzahl	Pflanzen mit Körnern		
			nackt	bespelzt	Mosaik
A	16 halbnackte . . .	12	2	3	7
	60 bespelzte . . .	33	11	22	20
B	57 halbnackte . . .	45	18	5	22
	60 bespelzte . . .	49	19	13	17

Bei einer zweiten gleichartigen Kreuzung erhielt er ein entsprechendes Resultat. Ich habe nun diese Versuche wiederholt, aber mit einem andern Resultat. Auf einer F<sub>1</sub>- und zwei F<sub>2</sub>-Pflanzen der Kreuzung H 9 × 20 erhielt ich folgende Körner:

	Bespelzt	Halbbespelzt	Nackt
F <sub>1</sub> . . . . .	7	24	2
F <sub>2</sub> α) . . . . .	41	89	26
F <sub>2</sub> β) . . . . .	16	88	56

Ausgesät	Pflanzen mit Körnern		
	nackt	halbbespelzt und bespelzt	Mosaik
$F_1 \left\{ \begin{array}{l} 2 \text{ nackt} \\ 22 \text{ halbnackt} \\ 7 \text{ bespelzt} \end{array} \right.$	1	1	
	6	13	3
	1	1	5
$F_2 \alpha \left\{ \begin{array}{l} 21 \text{ nackt} \\ 39 \text{ halbnackt} \\ 21 \text{ bespelzt} \end{array} \right.$	4	15	2
	9	24	6
	0	15	6
$F_2 \beta \left\{ \begin{array}{l} 11 \text{ nackt} \\ 44 \text{ halbnackt} \\ 21 \text{ bespelzt} \end{array} \right.$	4	6	1
	11	21	12
	4	11	6

Meine Resultate unterscheiden sich also in zwei Punkten von denen Blaringhems, 1. die nackten Körner geben nicht wieder nur nackte, 2. es treten keine Pflanzen mit nur bespelzten Körnern auf, entweder sie sind halbbespelzt und bespelzt oder, wie Blaringhem es nennt, Mosaik, also nackt, halbnackt und bespelzt. Die Kategorien halbnackt und bespelzt habe ich nur aus Analogierücksichten zu Blaringhems Tabelle getrennt. Es hat meiner Ansicht nach gar keinen Wert, sie zu trennen, da alle Übergänge vorhanden sind. Ich glaube daher auch, daß es kein Wunder ist, wenn die nackten wieder spalten ebenso wie die bespelzten. Die nackten sind hier einfach extrem „wenig bespelzt“, und der Grund dazu ist die weniger gute Ausbildung dieser Körner. Sie befinden sich meistens ganz oben oder ganz unten in der Ähre, wo die Körner überhaupt weniger gut ausgebildet sind. Sie sind aus denselben Gründen nackt, aus denen die künstlich fremdbefruchteten Körner nackt sind, infolge von zu später Befruchtung usw. Experimentell müßte sich die Frage ja lösen lassen, indem man einen Teil der Pflanzen etwa im Gewächshaus unter ungünstigen Bedingungen hält und sieht, ob dann der Prozentsatz an nackten und halbbespelzten Körnern größer wird.

Woher der Unterschied zwischen Blaringhems und meinen Versuchen kommt, kann ich nicht sagen. Vielleicht spricht da ein zweiter Faktor für Bespelzung mit und es liegt danach an der Verschiedenheit des Materials. Ein Beobachtungsfehler scheint mir von beiden Seiten ausgeschlossen, denn man kann wohl über die Abgrenzung nackt —

halbnackt — bespelzt verschiedener Ansicht sein, nicht aber darin, ob nackte Körner nur nackte Nachkommen geben.

## XI. Farben.

a) Schwarze = weiße Spelzenfarbe.

Die Farbe der Spelzen und des Korns kann hell und dunkel sein, weiß, gelb oder violett und schwarz.

Der Sitz der Farbe ist nach Harz<sup>1)</sup> Samenkunde, S. 1157, verschieden. So gibt er für *H. vulgare nigrum* an, daß die Ursache der Färbung ein gerbstoffhaltiges tiefbraunes harzartiges Pigment sei, das größtenteils in den inneren Sklerenchymzellreihen der Spelzen, aber auch in den äußeren Epidermiszellen enthalten sei. Bei *H. vulgare aestivum subcaeruleum* ist das gerbstoffhaltige Pigment in den Kleberzellen enthalten. Es ist löslich in Wasser, wird in Säure rot, in Alkalien wieder blau und grau. Bei den nackten schwarzen Gersten ist das Pigment in den äußeren und mittleren verdickten Zellen der Fruchtwand enthalten usw.

Entsprechend dem verschiedenen Sitz und der verschiedenen Beschaffenheit der Farbe werden wir auch eine sehr komplizierte Vererbung annehmen dürfen.

Ich habe nur mit einer schwarzen bespelzten Sorte Kreuzungen gemacht, mit H 13. Dabei dominierte die schwarze Farbe immer deutlich. Die Heterozygoten sind etwas heller als die Homozygoten. Das Verhältnis dunkel : hell war stets angenähert 3 : 1. Das stimmt mit den Resultaten v. Tschermaks<sup>2)</sup> überein, der umfangreiche Untersuchungen über diesen Punkt angestellt hat. Dagegen kann ich für meine Kreuzungen nicht bestätigen, daß Spelzen und Kornfarbe korrelativ verknüpft sind. In den Elternpflanzen waren helle Korn- und helle Spelzenfarbe resp. dunkle Korn- und dunkle Spelzenfarbe beisammen, in F<sub>2</sub> dagegen war es nicht zulässig von der Spelzenfarbe auf die Kornfarbe zu schließen, wie mir eine Kreuzung mit einer nackten Gerste deutlich zeigt (denn wie schon v. Tschermak betont, kann man diese Verhältnisse nur an nackten Gersten genau analysieren). Wenn ein Koppelungsverhältnis da ist, und das ist ja sehr wahrscheinlich, so ist es jedenfalls nicht absolut. Die Untersuchung bietet wegen der Abhängigkeit der Eigenschaften von äußeren Einflüssen große

<sup>1)</sup> Harz, Samenkunde, S. 1157.

<sup>2)</sup> v. Tschermak in Fruwirths Züchtung landw. Kulturpflanzen Bd. IV, S. 314, 1910.

Schwierigkeiten. Auch die Mehligkeit resp. Glasigkeit des Kornes spricht da mit.

Gelegentlich findet man auch auf hellen Sorten einen grauen Strich auf der Mittelrippe der äußeren Spelze; es ist nicht unmöglich, daß es sich dabei um einen weniger bedeutenden Schwarzfaktor handelt. Ich fand ihn z. B. auf einer Kreuzung von *Hord. spontaneum* × H 6.

Der Faktor für schwarze Spelzenfarbe S ist außer dem Kapuzenfaktor K der einzige dominierende Faktor, den *Hord. spontaneum* nicht besitzt.

#### b) Rotfärbung der Ligula.

Es fiel mir bei einigen höheren Generationen-Beeten auf, daß die Knoten der Halme, die Ligulae und die unreifen Blütenspelzen oft karminrot waren, während mir diese Eigenschaft bei den Eltern entgangen war. Es handelt sich hierbei nicht um eine Rotfärbung, wie sie bei Kälte oder Dürre<sup>1)</sup> eintreten kann und wie man sie gerade in diesem trockenen Sommer an den Grannen der Gerste vielfach beobachten konnte. Vielmehr handelt es sich um eine erbliche Eigenschaft mit Dominanz von rot. Bei aufmerksamer Untersuchung findet man Spuren von dieser Rotfärbung an den reinen Linien H 4, 6, 11, 13 und 40. In Kreuzungen mit diesen Eltern trat die Eigenschaft denn auch nur auf, auffallenderweise in bedeutend stärkerem Maße als bei den Elternpflanzen. Es sieht danach wie eine chemische Reaktion aus.

## XII. Basalborste.

Die Basalborste ist ein fadenförmiges Gebilde, das sich an der inneren Basis des Korns zwischen den Lodiculae oder Schwellkörperchen befindet. Sie wird<sup>2)</sup> als das obere Ende der Ährchenspindel, d. h. als Spitze der Achse zweiter Ordnung angesehen. Bei Anomalien kann an Stelle der Basalborste ein zweites Korn treten, das dann an seiner hinteren Basis als Spitze der Achse dritter Ordnung eine Basalborste trägt. In der Hauptsache unterscheidet man zwei Typen<sup>3)</sup>, die besenförmig behaarte Basalborste der sogenannten Landsorten und die faden-

<sup>1)</sup> Tischler, Zschr. f. Pflanzenkrankh. IV, S. 262—266, 1894.

<sup>2)</sup> Lermer u. Holzner.

<sup>3)</sup> Fruwirth, Züchtung Bd. IV, S. 290.

<sup>4)</sup> Bruun v. Neergard, Jahrb. d. d. Landw. Gesellsch. Bd. 12 S. 157—163, 1897.

förmige zottig behaarte Basalborste der sogenannten Chevalliergersten. Bruun v. Neergard<sup>1)</sup> benutzte sie wohl zuerst als Diagnostikon. Doch wird ihre Eignung dazu von Broili<sup>1)</sup> und anderen bestritten, da sie nicht absolut konstant sei.

Ehe man zu einer Analyse der Vererbung dieses Merkmals übergeht, muß man sich ein genaues Bild von dem Unterschied der beiden Typen machen und da ich nirgends eine detaillierte Abbildung habe finden können, gebe ich zwei mikroskopische Bilder der Spitzen der Land- und Chevallierform wieder, worauf ihre Verschiedenheit sichtbar wird (Fig. 6, 7). Danach beruht der Unterschied auf zweierlei: die Haare der Landborste sind lang und unverzweigt, die der Chevallierborste kurz und verzweigt. Dadurch bekommt die Landform ein seidiges Aussehen, da alle Haare in einer Richtung gehen, die Chevallierform dagegen etwas Ungekämmtes, Struppiges. (Im jugendlichen, unverkieselten Zustand geben die Haare ein schönes Objekt für Protoplasmaströmung.)

Mit der Behaarung der Basalborste geht die Behaarung der Spindel, sowie die der Hüllspelzen Hand in Hand.

Was nun die Vererbung anbelangt, so dominiert die Landform vollständig, die Heterozygoten sind von den Homozygoten nicht zu unterscheiden. Diese Beobachtung v. Tschermaks<sup>2)</sup> kann ich nur bestätigen. Das Spaltungsverhältnis ist 3 : 1.

Gelegentlich traten bei mir langzottige<sup>3)</sup> Exemplare auf, d. h. Basalborsten, die zwar verzweigte Haare hatten wie die Chevallierborsten, aber viel längere Haare. Diese Formen muß man zu den Chevallierborsten zählen, wie aus ihrer Nachkommenschaft hervorgeht, auch zeigen sie Chevallierspindelbehaarung. Diese Spindelbehaarung scheint mir überhaupt ein viel zuverlässigeres Merkmal zu sein als die Basalborste.

Nach meinen Untersuchungen ist also die Borste nicht inkonstant (d. h. es treten nicht Landborsten an Stelle von Chevallierborsten auf und umgekehrt), sondern sie sind nur schwer zu unterscheiden ohne mikroskopische Untersuchung.

*Hordeum spontaneum* hat eine sehr lange Form vom Landborstentyp, sie ist etwa dreimal so lang als die gewöhnliche. Ich glaube, daß die

<sup>1)</sup> Broili, Über die Unterscheidung der zweizeiligen Gerste am Korne. Deutsch. landw. Presse XXXIII, S. 658—659, 1906.

<sup>2)</sup> v. Tschermak, Fruwirth a. a. O., S. 312.

<sup>3)</sup> Atterberg, Journal f. Landw., S. 4, 1899.

Länge der Basalborste durch die Dichtigkeit der Ähre mitbedingt wird, aber nicht als Korrelation infolge von Koppelung, sondern als natürliche Folge ihrer Stellung als Achse zweiter Ordnung zur Achse erster Ordnung.

Was schließlich den Wert der Basalborste als Diagnosticon anbelangt, so scheint er mir nicht groß zu sein in Anbetracht der Un-

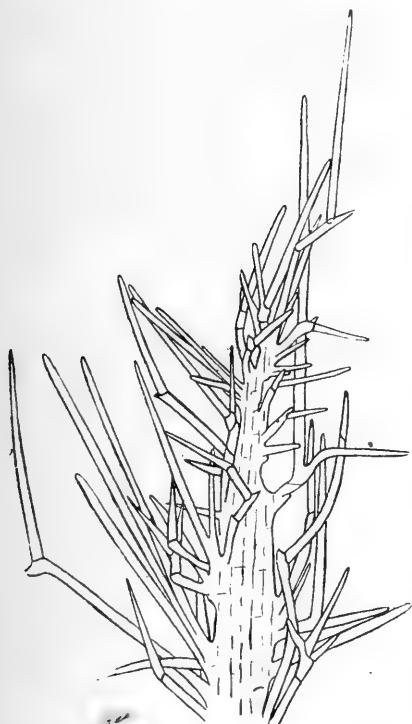


Fig. 6. Chevallierbasalborste. Verg. 50.

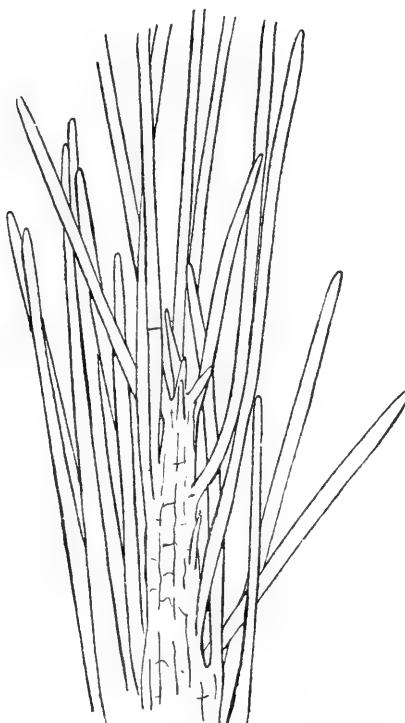


Fig. 7. Landbasalborste. Vergr. 50.

sicherheit der Bestimmung, hauptsächlich aber aus dem Grunde, daß die Basalborste absolut nichts über die sonstigen Eigenschaften der Gerste aussagt. Ich habe zwei Chevalliergersten H 4 und H 6, die sich in keiner der untersuchten Eigenschaften unterscheiden, außer der Basalborste. H 4 heißt dd und H 6 DD, wenn ich den Landborstenfaktor mit D bezeichne. Zur Unterscheidung von reinen Linien scheint mir daher diese Eigenschaft wertvoll wie jede andere, für die Praxis dagegen

nicht. Von meinen reinen Linien haben alle Landborsten mit Ausnahme von H 4, H 9, H 10 und H 13.

### Schluß.

Wir können bei Gerste in der Hauptsache drei Spaltungstypen unterscheiden,

1. den gewöhnlichen Typ, daß  $n$  Faktorenpaare eine  $n$ -hybride Spaltung geben, dahin gehört der Zeiligkeitfaktor  $Zz$ , der in 3 zweizeilig : 1 sechszeilig spaltet. Ferner die Zähnungsfaktoren  $GgG'g'$ , die im Verh. 15 gezähnt : 1 nichtgezähnt spalten.

2. Zwei Gene müssen zusammenkommen, damit eine Eigenschaft sich äußert, dahin gehören die Brüchigkeitsfaktoren  $BbRr$ , die Grannenlängefaktoren  $UuVv$  in Abwesenheit von  $a$  und der Kapuzenfaktor  $K$ , der nur in Gegenwart von  $A'$  Kapuzen gibt.

3. Der interessanteste Typ ist der, wo das Spaltungsverhältnis 3 : 1 bleibt, wenn auch eine größere Anzahl von Faktoren beteiligt sind. Dieser Fall tritt bei allen drei näher untersuchten quantitativen Eigenschaften, der Ährendichte, Grannenlänge und Halmhöhe auf. Es sieht dann so aus, als ob man es mit einem Hauptfaktor für die Eigenschaft zu tun hat, während die anderen untergeordnete Nebenfaktoren sind, die nur wenig an der durch den Hauptfaktor gegebenen Anordnung ändern können. Es ist zuzugeben, daß wir allerlei Einschränkungen und Erweiterungen machen mußten, um ihre oft verschiedene Wirkungsweise zu erklären. Wenn nun die Übereinstimmung mit den Spaltungszahlen auch recht gut ist, so möchte ich sie doch nur als Kompromiß aufgefaßt wissen, als Notbehelf, bis wir etwas Besseres finden.

Wenn wir in der Literatur nach Analogien suchen, werden wir auf die Faktoren in „verschiedenen Ausbildungen“ bei Baur<sup>1)</sup>, auf die komplexen oder modifizierten Gene bei Johannsen<sup>2)</sup>, und auf die Modifikationsfaktoren bei Nilsson-Ehle<sup>3)</sup> stoßen. Auf diese Fragen näher einzugehen, muß ich mir vorläufig versagen, da ich sie später in einer theoretischen Arbeit ausführlich zu behandeln gedenke.

<sup>1)</sup> Baur, Einführung, S. 164, 1914.

<sup>2)</sup> Johannsen, Elemente, S. 607 ff., 1913.

<sup>3)</sup> Nilsson-Ehle, Kreuzungsuntersuchungen, S. 118, 1909.

## Beschreibung der verwendeten Sorten.

	Brüchigkeit	Lockerk keit	Zeiligkeit	Grannen- länge	Ka- puze	Höhe	Zäh- nung	Spelzfarbe	Borste	Bespelzung
<i>Hordeum spontaneum</i>	BBRR	LLMMNN	ZZWW	AAVVUU	kk	HHII	GGG'G'	ff	DD	SS
H 3 Mandschureigerste	BBrr	LL	zzww	AA	"	HH	GGg'g'	"	"	"
H 4 Chevalliergerste	bbRR	LLmmNN	ZZWW	AAvvUU	"	"	ggg'g'	"	dd	"
H 6 Hofbräu . . . . .	"	"	"	"	"	"	"	"	DD	"
H 9 Norwegische Gerste	"	"	zzww	"	"	HHii	GGg'g'	"	dd	"
H 10 Samaria-Gerste . .	BBrr	"	ZZWW	"	"	"	"	"	"	"
H 11 Samaria-Gerste . .	"	"	zzww	AAvvuu	"	"	"	"	DD	"
H 13 schwarze Algierg.	bbRR	"	"	AAVVuu	"	HH	"	FF	dd	"
H 15 4zeilige Nepalgerste	BBrr	LLmmnn	"	AA	KK	"	GGG'G'	ff	DD	ss
H 20 " "	"	"	"	"	"	HHii	ggG'G'	"	"	"
H 23 2zeilige Nepalgerste	bbRR	LL	ZZWW	"	"	HH	ggg'g'	"	"	"
H 27 " "	"	LLMMNn	"	"	"	HHII	"	"	"	"
H 29 " "	"	LLmmNN	"	"	"	"	ggG'G'	"	"	"
H 34 japanische Gerste Sekitori . . . . .	BBrr	llmmnn	zzww	aavvUU	kk	hhiiJJ	GGG'G'	"	"	SS
H 37 japanische Gerste Santoku . . . . .	"	llMMNn	"	aaVVuu	"	hhII	"	"	"	"
H 40 nackte Granneng.	"	LLMMNn	ZZWW	AAVVuu	"	HHIIjj	GGg'g'	"	"	ss

## Sammelreferat.

### Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage.

Ein Bericht über die bisherigen Ergebnisse der Vererbungsexperimente  
MORGANS und seiner Mitarbeiter.

Von **Hans Nachtsheim**, München.

(Mit 12 Figuren.)

Seit dem Jahre 1910 züchtet MORGAN *Drosophila ampelophila*, die Tau- oder Fruchtfliege. Im Verein mit einer Reihe von Mitarbeitern hat er eine weitgehende Eigenschaftsanalyse bei diesem Dipter begonnen. Bereits mehr als 100 Merkmale wurden bisher auf ihre Erblichkeit hin untersucht, Merkmale, die größtenteils der wilden Ausgangsrasse nicht eigen waren, sondern im Laufe der Experimente als Mutationen in den Zuchten auftraten. Die Ergebnisse ihrer Vererbungsexperimente haben MORGAN und seine Mitarbeiter mit Erfolg auf Grund der Chromosomentheorie der Vererbung zu erklären versucht, und in der Folge haben ihre Resultate noch zu einer wesentlichen Erweiterung und Vertiefung der Erkenntnis des Chromosomen-Erbfaktorenmechanismus geführt. MORGAN betrachtet nicht nur einfach die Chromosomen als die Träger der Erbfaktoren, deren Verhalten auf das der Chromosomen bei der Reduktion zurückzuführen ist; er weist nach, daß bei *Drosophila* so viele Gruppen unabhängig voneinander mendelnder Merkmalspaare existieren, wie Chromosomenpaare vorhanden sind; er vermag weiterhin zu sagen, in welchem Chromosom der Faktor für eine bestimmte Eigenschaft von *Drosophila* lokalisiert ist, ja er geht sogar noch weiter: er berechnet unter der Annahme einer linearen Anordnung der Erbfaktoren ihre Lage im Chromosom, d. h. den relativen Abstand einzelner Faktoren von anderen im gleichen Chromosom, er stellt durch seine Untersuchungen sozusagen die „Architektur“ jedes einzelnen Chromosoms von *Drosophila* fest.

### I. Die Chromosomen von *Drosophila*.

Infolge der geringen Chromosomenzahl und der relativen Größe der einzelnen Elemente ist *Drosophila* für zytologische Studien kein ungünstiges Objekt. Miss STEVENS (81, 82)<sup>1)</sup>, die als erste die Chromosomen verschiedener Dipteren studierte, hebt allerdings hervor, daß gerade die Interpretation der Chromosomenverhältnisse von *Drosophila ampelophila* im Gegensatz zu den übrigen von ihr untersuchten Musciden infolge des besonderen Verhaltens der Chromosomen einige Schwierigkeiten bereitet. Nachdem indessen nunmehr METZ (28, 29, 30) die Chromosomenverhältnisse von *Drosophila ampelophila* einer erneuten Untersuchung unterzogen hat und zu Resultaten gekommen ist, die im wesentlichen mit denen von Miss STEVENS übereinstimmen, ist die Zusammensetzung des diploiden Kernes einigermaßen klar. In Fig. 1 sind

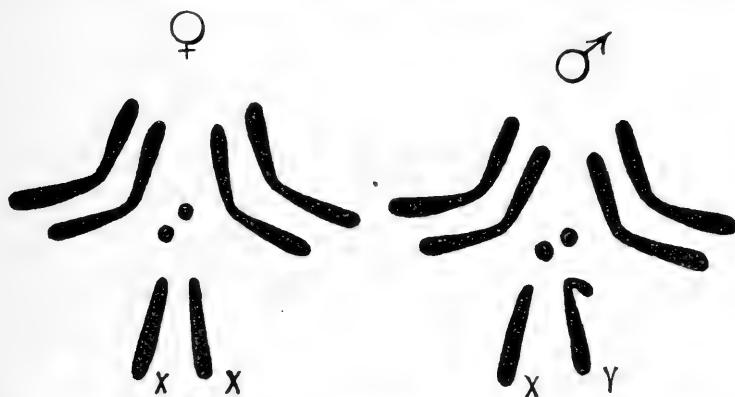


Fig. 1. Chromosomengarnitur von *Drosophila ampelophila* beim Weibchen und beim Männchen, schematisch. (Nach MORGAN usw. 71.)

die diploiden Chromosomengarnituren der beiden Geschlechter schematisch wiedergegeben. Beim Weibchen finden wir vier Paare von Chromosomen. Zwei Paare sind beträchtlich größer als die beiden anderen; sie sind mehr oder weniger V- oder hantelförmig gestaltet mit einer scharfen Einschnürung in der Mitte. Das dritte Chromosomenpaar besteht aus zwei kürzeren, stabförmigen Elementen, während zwei kleine, kugelförmige Elemente, die gewöhnlich im Zentrum der Äquatorialplatte liegen, das vierte Paar repräsentieren. Ein Vergleich mit der Chromosomengarnitur des Männchens ergibt, daß die beiden stabförmigen Chromosomen die Geschlechtschromosomen (XX) sind. Die großen hantelförmigen sowie die kleinen kugeligen Chromosomen des Männchens unterscheiden sich nicht von denen des Weibchens, die beiden stabförmigen Chromosomen hingegen sind beim Männchen morphologisch

<sup>1)</sup> Die Nummern beziehen sich auf das Literaturverzeichnis.

different, das eine ist größer als das andere, von dem X-Chromosom kann sein Partner als Y-Chromosom unterschieden werden, das in dem Schema, um den Unterschied deutlich hervortreten zu lassen, mit einem Haken versehen ist. Die Reifungsteilungen führen also beim Männchen zur Bildung zweier Sorten von Gameten, solcher mit X- und solcher mit Y-Chromosom, alle Eier erhalten ein X-Chromosom.

Außer den Chromosomen von *Drosophila ampelophila* untersuchte METZ noch die einer ganzen Anzahl anderer Arten der sehr formenreichen Gattung *Drosophila* sowie mehrerer Arten der nahe verwandten Gattungen *Scaptomyza* und *Cladochaeta*. Das Resultat dieser Untersuchung ist sehr bemerkenswert: Bei 29 Drosophiliden konnte METZ 12 verschiedene Typen von Chromosomengarnituren sowie mehrere Untertypen feststellen. Die einzelnen Typen unterscheiden sich sowohl hinsichtlich der Form der Chromosomen wie auch — was für die weiteren Vererbungsexperimente von besonderer Wichtigkeit ist — hinsichtlich der Zahl der Chromosomenpaare. Die für *Drosophila ampelophila* charakteristische Chromosomengarnitur ist am häufigsten: sie fand sich bei 12 *Drosophila*-Arten und bei einer *Scaptomyza*-Art. Eine *Drosophila*-Art besitzt nur drei Chromosomenpaare, die geringste bisher bei höheren Fliegen beobachtete Zahl. Die Geschlechtschromosomen sind bei diesem Typ ähnlich gestaltet wie bei *ampelophila*, die beiden Paare von Autosomen sind hantelförmig, jedoch ist das eine Paar beträchtlich größer als das andere. Die größte Chromosomenzahl, sechs Paare, weisen drei Typen auf. Von diesen verdienen zwei besonderes Interesse. Sie unterscheiden sich nur durch die Geschlechtschromosomen. Bei beiden Typen sind außer einem Paar kleiner, kugeliger Chromosomen vier Paar kurze, stabförmige Chromosomen vorhanden. Die Geschlechtschromosomen sind bei dem einen Typ ebenfalls kurze, stabförmige, den Autosomen sehr ähnliche, auch im männlichen Geschlecht kaum differente Elemente. Bei dem anderen Typ sind sie beim Weibchen hantelförmig, beim Männchen hingegen ist ein hantel- und ein stabförmiges Chromosom vorhanden. Der erste Typ ist nächst dem *ampelophila*-Typ am weitesten verbreitet; sechs *Drosophila*-Arten weisen ihn auf, darunter *Drosophila repleta*. Der zweite Typ ist nur einer Varietät von *Drosophila repleta* eigentümlich. Die Existenz einer durch eine besondere Chromosomengarnitur charakterisierten Varietät von *Drosophila repleta* ist umso auffälliger, als äußerlich die beiden Formen kaum unterschieden werden können. Daß indessen andererseits die in den Geschlechtschromosomen zum Ausdruck kommende Verschiedenheit physiologisch sehr weitgehend ist, geht aus der Tatsache hervor, daß eine Kreuzung der beiden doch gewiß nahe verwandten Formen nicht möglich ist. MORGAN und seine Schüler haben in letzter Zeit auch *Drosophila repleta* in den Kreis ihrer Vererbungsexperimente gezogen. Über diese Experimente soll am Schluß des Referates berichtet werden.

Von den weiteren zytologischen Untersuchungen von METZ haben an dieser Stelle noch seine Beobachtungen über die paarweise Vereinigung der

Chromosomen in den somatischen Zellen Interesse. Schon Miss STEVENS hatte bei den neun von ihr untersuchten Dipterenarten beobachtet, daß die Chromosomen nicht nur vor dem Reduktionsprozeß paarweise konjugieren, sondern auch in rein somatischen Zellen, in den Follikelzellen der Ovarien, in den Ovogonien und den Spermatogonien traten die Chromosomen in paariger Anordnung auf. METZ bestätigt diese Beobachtung in vollem Maße. Es handelt sich nicht etwa um eine gelegentliche, mehr oder weniger zufällige Anordnung, sondern um eine für alle Dipteren charakteristische Erscheinung. METZ untersuchte ca. 80 Dipterenarten, Vertreter der niederen bis zu Vertretern der höchsten Familien. Bei allen Spezies fand er in allen diploiden Zellen, mochten es somatische Zellen, Geschlechtszellen, Embryonalzellen sein, die Chromosomen zu Paaren vereinigt. Die paarweise Vereinigung dauert während der ganzen Teilung an, in den frühen und späten Stadien ist sie am innigsten, in der Metaphase am lockersten. In der Prophase zeigt das Verhalten der Paare auffallende Ähnlichkeit mit den synaptischen Phänomenen, wenn auch im letzteren Falle die Verbindung der chromatischen Elemente eine innigere zu sein scheint. Die Paarung erfolgt wahrscheinlich vor der ersten Furchung, d. h. gleich bei der Befruchtung. Daß immer homologe väterliche und mütterliche Chromosomen sich vereinigen, läßt sich leicht bei den Spezies demonstrieren, bei denen jedes Paar sich von den anderen in Form und Größe unterscheidet; alle Paare sind symmetrisch mit Ausnahme der Geschlechtschromosomen bei den Männchen gewisser Spezies. Im übrigen unterscheiden sich aber die Geschlechtschromosomenpaare der Männchen in ihrem Verhalten kaum von den Autosomen; sie kondensieren sich bei Beginn der Teilung etwas früher als diese und werden in der Metaphase häufiger getrennt als die Autosomenpaare.

## II. Die vier Gruppen gekoppelter Erbfaktoren bei *Drosophila ampelophila*.

Im Laufe der Experimente traten, wie bereits erwähnt, in den *Drosophila*-Kulturen zahlreiche Mutationen auf, d. h. es erschienen Individuen mit neuen Merkmalen, die sich bei näherer Prüfung als erblich erwiesen. Die Mutationen beziehen sich auf die verschiedensten Eigenschaften, auf Körperfarbe, Augenfarbe, Augenform, Form des Abdomens, Flügelgröße, Flügelgeäder usw. Bisher wurden mehr als 100 Mutationen auf ihr erbliches Verhalten hin geprüft, und dabei ergab sich, daß die neuen Merkmale in Gruppen vererbt werden. Die Zahl der Gruppen harmoniert mit der Zahl der Chromosomenpaare. Es wurden vier Gruppen gekoppelter Erbfaktoren ermittelt. Jedes Glied einer Gruppe zeigt Koppelung mit sämtlichen Gliedern derselben Gruppe, wird dagegen unabhängig vererbt von den Gliedern der anderen Gruppen. Die Merkmale der einen Gruppe sind geschlechtsgebunden; die Erbfaktoren für diese Merkmale sind nach der Annahme MORGANS in den

Geschlechtschromosomen lokalisiert, da ihre Vererbung der Verteilung dieser Chromosomen folgt. Ungefähr 50 der bisher festgestellten Erbfaktoren gehören dieser Gruppe, die als Gruppe I bezeichnet wird, an. Zwei weitere Gruppen, Gruppe II und III, stehen hinsichtlich ihrer Größe hinter der ersten Gruppe nicht viel zurück. Als die Träger der Faktoren dieser beiden Gruppen werden die zwei großen V- oder hantelförmigen Chromosomenpaare betrachtet. Da diese Elemente größer sind als die Geschlechtschromosomen, sollte man erwarten, daß auch die Zahl der in ihnen lokalisierten Faktoren größer ist als die Faktorenzahl der ersten Gruppe. Das dürfte in Wirklichkeit auch der Fall sein. Daß für diese beiden Gruppen noch nicht so viele Faktoren ermittelt worden sind wie für die geschlechtsgebundene Gruppe, ist wohl lediglich darauf zurückzuführen, daß den geschlechtsgebundenen Merkmalen bisher besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Die letzte Faktorengruppe — Gruppe IV — ist sehr klein. Nur zwei Eigenschaften sind bis jetzt bekannt, deren Erbfaktoren ihr angehören. Die Kleinheit der Gruppe entspricht der Größe des vierten Chromosomenpaars, das aus zwei sehr kleinen, hinter den anderen an Größe weit zurückstehenden kugeligen Elementen besteht.

In der folgenden Liste sind die Mutationen, soweit Beschreibungen von ihnen vorliegen, nach den vier Gruppen zusammengestellt. Bei jeder Mutation sind die hauptsächlichsten Charakteristika angegeben<sup>1)</sup>. Einiges sei noch über die bei der Mehrzahl beigefügten Symbole vorausgeschickt. MORGAN hat die Nomenklatur mehrfach gewechselt, und dadurch wird häufig der Vergleich neuerer Untersuchungen mit älteren erschwert. Im folgenden wollen wir ausschließlich die neueste von ihm gebrauchte Nomenklatur (52) benutzen, die gegenüber dem zuerst verwendeten BATESONSchen Presence-Absence-Schema mehrere Vorteile bietet; dieses reicht nicht aus, wenn mehr als zwei Mutationen in demselben Organ auftreten. Der Anfangsbuchstabe der Mutation wird nach MORGANS neuer Nomenklatur als Symbol benutzt. Je nach Bedarf wird noch der zweite oder dritte Buchstabe hinzugefügt. So ist *B*, das Symbol für die Mutation *bar*, *b*<sub>i</sub> für *bifid*, *ba* für *balloon*, *b*<sub>l</sub> für *black*, *B*<sub>n</sub> für *band* usw. Ist die Mutation dominant, so wird sie mit großem Anfangsbuchstaben bezeichnet, also z. B. *A* = *abnormal*, der kleine Buchstabe, *a*, bedeutet dann das normale Allelomorph. Zur Bezeichnung rezessiver Mutationen dient umgekehrt der kleine Buchstabe, *p* = *pink*; in diesem Falle ist *P* das normale Allelomorph. Kommt multipler Allelomorphismus in Betracht, so wird das Symbol der zuerst aufgetretenen Mutation für die ganze Serie benutzt, jedoch werden die weiteren Allelomorphen durch einen als Exponenten hinzugefügten Buchstaben davon unterschieden. So sind *white*, *casin* und *cherry* Allelomorphen, *white* ist als erste rezessive Mutation aus der

<sup>1)</sup> Weitere, noch unbeschriebene Mutationen führen MORGAN, STURTEVANT, MULLER und BRIDGES (71) auf.

normalen (wilden) Form entstanden, daher  $W$  = das normale Allelomorph,  $w$  = *white*,  $w^e$  = *casin*,  $w^{ch}$  = *cherry*.

### I. Gruppe.

*Abnormal* — *A.* Die 1910 aufgetretene Mutation *abnormal* ist gekennzeichnet durch eine besondere Beschaffenheit der Pigmentbänder und des Abdomens. Bei den extremsten Formen fehlen die normalen schwarzen Pigmentbänder vollständig, die Metameren sind teilweise nicht voneinander getrennt, die äußereren Genitalien sind verlagert, so daß bisweilen die Kopulation unmöglich gemacht ist. Die Variationsbreite des durch den Faktor *abnormal* hervorgerufenen Merkmalkomplexes ist sehr groß, es kommen alle Übergänge von normalen zu ganz extremen Formen vor. Von diesen letzten, kopulationsunfähigen Individuen abgesehen, ist die Mutation indessen vollständig lebensfähig und von normaler Größe. Der Faktor ist dominant über sein normales Allelomorph, jedoch ist die Dominanz unvollständig und unregelmäßig. Die besonderen Merkmale des Mutanten treten nur in Erscheinung, wenn bestimmte äußere Bedingungen gegeben sind, und zwar ist die Realisierung des Typus abhängig von dem Wassergehalt der Nahrung, vermittels der die Fliegen aufgezogen werden. In feuchten Homozygotenkulturen ist der Prozentsatz der abnormalen Formen am größten. Verlieren die Kulturen — wie es in der Regel der Fall ist — mit der Zeit einen Teil ihres Wassergehaltes, so sind die später ausschlüpfenden Fliegen zu einem immer geringer werdenden Prozentsatz abnormal, bis schließlich nur noch vollkommen normal aussehende Fliegen erscheinen. Wird die Nahrung dauernd möglichst feucht gehalten, so tritt dieser Wechsel im Aussehen der Fliegen nicht ein, sondern die Fliegen sind alle äußerst abnormal. Werden hingegen die Fliegen von Anfang an auf möglichst trockener Nahrung gezüchtet, so sehen alle normal aus. Kreuzt man ein *A*-Männchen mit einem normalen Weibchen, so sind in feuchten Kulturen alle Weibchen der  $F_1$ -Generation *abnormal*, alle Männchen normal, da das Merkmal geschlechtsgebunden und dominant ist. In trockenen Kulturen ist die ganze  $F_1$ -Generation äußerlich normal. Daß indessen die phänotypisch normalen Weibchen auch hier genotypisch *abnormal* sind, ergibt sich bei Aufzucht der  $F_2$ -Generation in feuchtem Medium: Weibchen und Männchen zur Hälfte *abnormal*, zur andern Hälfte normal. Eine hinsichtlich des Merkmals *abnormal* homozygote Rasse läßt sich also Generationen lang züchten, ohne daß das Merkmal in Erscheinung tritt, schafft man aber die für die Realisierung des Merkmals erforderlichen Bedingungen, so mendelt es wie jede andere geschlechtsgebundene Eigenschaft (**64**, 71, 75).

*Bar* — *B.* Bei Kreuzungsexperimenten mit einer Fliege mit rudimentären Flügeln mit einer langflügeligen Fliege, beide mit normalen Augen, trat ein Männchen mit sogenannten Bandaugen („barred eyes“) auf. Die Zahl der Ommatidien war bei diesem Individuum beträchtlich reduziert, die übrig gebliebenen stellten ein vertikales, unregelmäßig begrenztes Band dar. Bei

Kreuzung des bandäugigen Männchens mit einem normaläugigen Weibchen entstanden in  $F_1$  bandäugige Weibchen und normale Männchen. Das Merkmal ist also geschlechtsgebunden und dominant, jedoch ist die Dominanz nicht vollständig. Beim heterozygoten Weibchen ist das Merkmal nicht so scharf ausgeprägt wie beim homozygoten. Bei diesem ist das Ommatidienband sehr schmal wie bei den (immer homozygoten) Männchen, beim heterozygoten Weibchen hingegen ist die Zahl der Ommatidien viel größer, das Band infolgedessen wesentlich breiter, ja einige von den Bastarden haben nahezu normale Augen. Beim Männchen beträgt die Zahl der Ommatidien im Durchschnitt 98,03, beim homozygoten Weibchen 65,06; hier ist also das Band durchschnittlich noch etwas schmäler als beim Männchen. Vielleicht ist dieser geschlechtliche Dimorphismus darauf zurückzuführen, daß beim Männchen der Faktor *bar* nur einmal, beim homozygoten Weibchen aber zweimal vorhanden ist. Nach den Untersuchungen von ZELENY und MATTOON (91) läßt sich die mittlere Ommatidienzahl durch Selektion der extremsten Varianten erhöhen oder erniedrigen, d. h. es können mehrere Linien isoliert werden, die sich konstant durch verschiedene Ommatidienzahl unterscheiden. Für die wahrscheinlichste Erklärung dieser Tatsache halten ZELENY und MATTOON die Annahme, daß die Zahl der Ommatidien auf das Zusammenwirken mehrerer Erbfaktoren zurückzuführen ist, die in den isolierten Linien in verschiedener Kombination vorhanden sind. Die Experimente sprechen aber wohl mehr zugunsten einer Existenz mehrerer *bar*-Faktoren von verschiedener Intensität (3, 71, 75, 86, 88, 91).

*Bifid* — *b<sub>i</sub>*. An den Flügeln dieser Mutation erreicht die zweite innere Ader nicht den Rand, die Flügel sind oft gespalten („*bifid*“) oder gegabelt, der Grad der Gabelung ist variabel. Häufig verschmelzen die Flügeladern an der Basis der Flügel. Die Flügel werden in rechten Winkeln zu den Seiten des Körpers gehalten. Fliegen, die den Faktor *bifid* in homozygotem Zustande besitzen, können nicht fliegen, jedoch ist die Lebensfähigkeit der Mutanten nicht herabgesetzt. Das Merkmal ist rezessiv (7, 47, 71, 75).

*Bow*. Die Flügel der Mutanten sind — ganz ähnlich wie die der Mutation *arc*. (II. Gruppe) — hinter dem Abdomen nach abwärts gebogen (71).

*Cherry* — *w<sup>ch</sup>*. Die Mutation, charakterisiert durch kirschrote Augen, erschien 1913 bei einer Kreuzung zwischen *vermillion*-Fliegen und *miniature*-Fliegen in  $F_2$  in mehreren männlichen Exemplaren. Die drei Augenfarben *cherry*, *white* und *eosin* bilden mit der normalen Farbe ein System vierfacher Allelomorphen. Der normale Faktor ist dominant über die Mutanten, *cherry* ist dominant über *white* und *eosin*, wenn auch nicht vollständig (3, 14, 71, 75, 79).

*Club* — *c<sub>1</sub>*. Das auffälligste Merkmal der Mutation sind sogenannte Klumpflügel („*club wings*“), Flügel, denen die Fähigkeit fehlt, sich nach dem Ausschlüpfen der Fliegen zu entfalten. Auch in Homozygotenkulturen weisen jedoch nur ungefähr 20% der Fliegen dieses Merkmal auf, die Flügel der

übrigen entfalten sich vollständig und unterscheiden sich nicht von denen normaler Fliegen. Allen *club*-Fliegen gemeinsam ist indessen ein zweites Merkmal: das Fehlen eines Borstenpaars an der Seite des Thorax, das bei normalen wilden Fliegen immer vorhanden ist. Ein anderes Borstenpaar, am Hinterende des Skutellums, zeigt konstant in abnormer Richtung. So dann ist der Kopf der *club*-Fliegen oft abgeflacht, die Augen sind kleiner, Thorax und Abdomen sind etwas verdreht. Der Faktor *club* übt also verschiedene Wirkungen aus. Einige von den Merkmalen, die er erzeugt, sind konstant, andere treten nur gelegentlich auf und sind variabel (14, 71, 75).

*Eosin* — *w<sup>e</sup>*. Die Augen der Mutation sind eosinfarben, die Farbe erscheint leicht getrübt mit Ausnahme eines durchsichtigeren Randstreifens, der den Eindruck erweckt, als ob das Pigment sich von der Peripherie in die tieferen Partien des Auges zurückgezogen habe. Bei den homozygoten Weibchen ist die Farbe dunkler als bei den (immer homozygoten) Männchen. Weibchen mit einem Allelomorphenpaar *eosin-white* haben ebenso gefärbte Augen wie die *eosin*-Männchen, *eosin* ist also dominant über *white*, wird aber abgeschwächt durch das Vorhandensein dieses Faktors. Die Faktoren *red* (= normaläugig), *white*, *eosin* und *cherry* bilden ein System vierfacher Allelomorphen. Die Mutation *white* ist aus der normalen Form (*red*) entstanden, gegenüber der sie sich rezessiv verhält, *eosin* trat 1912 in einer *white*-Kultur auf und ist dominant über *white*, jedoch rezessiv gegenüber *red*. In den *eosin*-Reinkulturen erfolgten wiederholt Rückmutationen von *eosin* in *white* (14, 48, 50, 57, 65, 71).

*Facet*. Bei dieser Mutation sind die Ommatidien in abnormaler Weise angeordnet. Die Mutation *rough* (III. Gruppe) ist ihr sehr ähnlich (71.)

*Forked* — *f*. Mutation mit gegabelten Borsten (3, 75).

*Furrowed*. Furchen auf den Augen, Haare auf dem Skutellum kurz und dick. Das Merkmal ist rezessiv (14).

*Jaunty I*. Die Flügel sind an den Enden nach aufwärts gebogen. Ähnlich gestaltet ist die Mutation *jaunty* (II. Gruppe) (71).

*Lethal* — *l*. Als letalen Faktor bezeichnet MORGAN jeden Faktor, der den Tod des Individuums herbeiführt, falls nicht das dominante normale Allelomorph seine Wirkung aufhebt. Ist der letale Faktor geschlechtsgebunden, also Gruppe I angehörig, so müssen alle männlichen Individuen, die ihn besitzen, zugrunde gehen, da immer das normale Allelomorph fehlt, während die heterozygoten Weibchen, die außer dem letalen Faktor im zweiten X-Chromosom sein dominantes normales Allelomorph enthalten, lebensfähig sind. Die Anwesenheit eines geschlechtsgebundenen letalen Faktors in einer Kultur macht sich daher zuerst durch ein anormales Geschlechtsverhältnis bemerkbar. Die Wirkung des letalen Faktors ist wahrscheinlich nicht so zu verstehen, daß dieser irgend ein Gift erzeugt, das das Individuum zerstört, sondern er verursacht irgendwelche Defekte, die das Individuum lebensunfähig machen.

Der Defekt kann physiologischer oder morphologischer Natur sein und kann jedes lebenswichtige Organ der Larve, der Puppe oder der Imago betreffen. So entwickeln sich die Männchen mit einem der beobachteten letalen Faktoren ( $l_{sd}$ ) in vollkommen normaler Weise bis zum Puppenstadium, um dann aber gleich nach dem Ausschlüpfen abzusterben. Letale Faktoren fanden sich nur in längere Zeit durch Inzucht fortgepflanzten Kulturen, frische wilde Stämme wiesen keine anormalen Geschlechtsproportionen auf. In der Natur verschwinden wahrscheinlich Individuen mit letalen Faktoren bald wieder. Bisher wurden 13 geschlechtsgebundene letale Faktoren festgestellt (50, 57, 58, 71, 80).

*Miniaturess — m.* In der siebenten Generation der Mutation *beaded* (III. Gruppe) traten Fliegen mit Miniaturflügeln auf, die nicht länger sind als das Abdomen. Die Miniaturflügel besitzen alle Adern des normalen Flügels in nahezu normaler Anordnung, erreichen jedoch nur ungefähr  $\frac{2}{3}$  der normalen Größe. Die Mutation ist im Gegensatz zu der ähnlichen Mutation *rudimentary* ebenso lebensfähig wie die normale wilde Form. Bei Kreuzung der Mutation mit der wilden Fliege sind die Weibchen von  $F_1$  langflügelig, d. h. *miniaturess* ist rezessiv, jedoch ergibt eine genaue Messung, daß die Flügellänge im Verhältnis zur Länge der Beine bei den Heterozygoten ein wenig geringer ist als bei den Weibchen der wilden Fliegen (25, 40, 47, 49, 50, 57, 67, 71, 75, 83).

*Notch.* Die Flügel der Mutation sind gekerbt. Der Faktor *notch* ist dominant über sein normales Allelomorph, für die Männchen ist er letal, d. h. alle Männchen, die den Faktor besitzen, gehen zugrunde (12).

*Reduplicated.* Die Mutation erschien im Verlaufe von Selektionsexperimenten, jedoch ist ihr Auftreten wahrscheinlich nicht auf die Selektion zurückzuführen; wiederholte Selektion in einer anderen Kultur rief keine neuen Mutanten hervor. Das die Mutation kennzeichnende Merkmal sind Verdoppelungen an den Beinen. Die Verdoppelungen sind sehr mannigfaltig. Sie können sich auf die Tarsalglieder beschränken, es können aber auch vollständige überzählige Extremitäten vorhanden sein. In der Regel erfolgt die Verdoppelung in der Form einer dichotomen Verzweigung, und zwar entstehen meist alle distal von der Verzweigungsstelle liegenden Glieder doppelt. Die Gabelung kann aber auch eine mehrfache sein. Auch entstehen mehrere Äste (bis zu vier) an einer Extremität häufig dadurch, daß wiederholt eine dichotome Verzweigung stattfindet. Oft verschmelzen gegabelte Extremitäten im Laufe der Entwicklung wieder; die Doppelnatür der Extremitäten ist dann bisweilen bei der Imago nur an der Zahl der Klauen noch zu erkennen. Versuche, die Mutation rein zu züchten, mißlangen; der Prozentsatz der Individuen mit dem neuen Merkmal variierte von Generation zu Generation in hohem Maße, näherte sich aber nie 100%. Bisweilen verhielt sich die Mutation der normalen Form gegenüber dominant, bisweilen rezessiv. Selbst Fliegen, die hinsichtlich des Faktors *reduplicated* homozygot sein mußten,

waren oft vollständig normal. Es stellte sich dann heraus, daß die Entfaltung des Merkmals der Mutation von der Temperatur abhängig ist. Werden die Fliegen in die Kälte gebracht, so entstehen 3—6 mal so viele anormale Fliegen wie bei Zimmertemperatur, und zwar weisen die in der Kälte gezogenen Fliegen meist einen höheren Grad von Anormalität auf als die bei Zimmertemperatur gezogenen. Der Prozentsatz der abnormalen Fliegen ist von der Dauer der Kälteexposition abhängig. Werden die Fliegen gleich nach der Kopulation der niederen Temperatur (ca.  $10^{\circ}$  C) ausgesetzt, so bleiben viele Fliegen unfruchtbar, alle  $F_1$ -Individuen aber werden anormal. Je später die Kälte einwirkt, desto geringer ist die Zahl der abnormen Individuen. Finden die ersten sechs Tage der Entwicklung in Zimmertemperatur statt, so entstehen nicht mehr Individuen mit dem Mutationsmerkmal als bei dauernder Kultivierung in Zimmertemperatur. Die Lebensfähigkeit der Mutation ist gegenüber der normalen wilden Form stark herabgesetzt. Besonders auf die Männchen hat der Faktor *reduplicated* eine ausgesprochen letale Wirkung, die bei niederer Temperatur stark anwächst (15, 71).

*Ruby.* Augen rubinrot, in der Farbe sehr ähnlich den Augen der Mutation *pink* (III. Gruppe) (71).

*Rudimentary — r.* Die Flügel der Mutation, die in der zweiten Generation der Mutation *beaded* (III. Gruppe) auftrat, sind im allgemeinen kürzer als das Abdomen, können aber auch länger sein, erreichen sogar mitunter in Länge und Form den normalen Flügel. Außer den Flügeln beeinflußt der Faktor *rudimentary* die Form der Beine, das Vermögen der Weibchen, ihre Eier abzusetzen, die Lebensfähigkeit usw. Das letzte Beinpaar ist bei der Mutation häufig kürzer und dicker als bei der normalen Form. Ungünstige Lebensbedingungen sind für die Mutation viel schädlicher als für die Stammform. Werden die Mutanten wie diese in großer Zahl in kleinen oder großen Flaschen gezüchtet, so erscheinen sie bei Kreuzung mit der Stammform in  $F_2$  nicht in der zu erwartenden Zahl; Raum und Ernährungsverhältnisse sind für die Mutanten zu ungünstig, sie unterliegen in stärkerem Maße als die Stammform. Bringt man hingegen einzelne Pärchen in große Flaschen, so daß die Larven sich in den günstigsten Bedingungen entwickeln können, so wird die zu erwartende Zahl von Mutanten in  $F_2$  fast oder vollständig erreicht. Die *rudimentary*-Männchen sind fruchtbar, die homozygoten Weibchen sind fast vollkommen steril, nur wenige legen nach der Begattung Eier ab und auch diese nur sehr beschränkt. Die Ovarien der Weibchen erreichen zwar die normale Größe, auch entwickeln sich die Eier ganz normal, jedoch fehlt den Weibchen die Fähigkeit, sich ihrer Eier zu entledigen. Diese Unfähigkeit zur Eierablage beruht ebenfalls auf einer von dem Faktor *rudimentary* ausgehenden Wirkung (37, 40, 47, 49, 63, 71, 72, 75, 83).

*Sable — s.* Körper der Fliegen schwarz (zobelfarben), ähnlich wie die Mutationen *black* (II. Gruppe) und *ebony* (III. Gruppe) (3, 71, 75).

*Short.* Die Flügel haben nur die Hälfte der normalen Länge. Die Mutation trat zweimal in mit Radiumstrahlen behandelten Kulturen auf, jedoch wohl kaum als eine Folge der Radiumbehandlung. Wahrscheinlich sind die Mutanten *short* und *rudimentary* identisch (25, 35, 37, 39, 47, 68).

*Spot.* In einer Kultur der Mutation *yellow* erschien ein gelbliches Männchen mit einem hellen Fleck auf der Dorsalseite des Abdomens. *Yellow*, *spot* und der Faktor für die normale Körperfarbe (*gray*) bilden ein System dreifacher Allelomorphen. *Spot* verhält sich gegenüber *yellow* und *gray* vollständig rezessiv (60, 71).

*Tan.* Körper gelbbraun (14, 71).

*Truncate intensifier —  $T_I$ .* Der Faktor dient als Verstärker des Faktors *truncate* in der II. Gruppe (siehe dort) (19, 71, 75).

*Vermilion — v.* Augen leuchtend rot, zinnober- oder scharlachfarben. Die Mutation, eine der ersten, die MORGAN beobachtete, trat in Reinkulturen späterer Mutationen wiederholt neu auf, so in einem Stamm mit sepiafarbenen Augen und in einem mit purpurfarbenen Augen. Die Faktoren *sepia* (III. Gruppe) und *vermilion* bringen, wenn beide vorhanden sind, gelbliche Augen hervor, aus dem Zusammenwirken der Faktoren *purple* (II. Gruppe) und *vermilion* resultieren orangefarbene Augen. Der Faktor *purple* und das normale Allelomorph von *vermilion* produzieren Augen, die in der Farbe wesentlich dunkler sind als die der normalen wilden Fliegen (3, 7, 14, 39, 47, 48, 57, 65, 70, 71, 75, 80).

*White — w.* Augen weiß. *White*, *eosin* und *cherry* sind Allelomorphen. Bei gleichzeitigem Vorhandensein des Faktors *white* und eines an anderer Stelle lokalisierten Augenfarbenfaktors, z. B. *vermilion* oder *pink*, verhindert der *white*-Faktor das Wirksamwerden dieses letzteren Faktors, es tritt immer nur das Merkmal *white* in Erscheinung. Die Lebensfähigkeit der Mutation *white* ist im Vergleich zur normalen wilden Form herabgesetzt (5, 7, 11, 19, 23, 35, 36, 41, 47, 49, 57, 60, 65, 67, 68, 71, 75, 90).

*Yellow — y.* Körper goldgelb. *Yellow* und *spot* sind Allelomorphen. Die Lebensfähigkeit der Mutation ist geringer als die der normalen wilden Form (7, 11, 39, 40, 46, 67, 68, 71, 75, 83).

## II. Gruppe.

*Apterous.* Der Mutation fehlen die Flügel, außerdem sind die Halteren rudimentär. Die Lebensfähigkeit der Mutanten ist stark vermindert; häufig sind sie unfähig, die Begattung auszuführen oder Eier zu produzieren und abzulegen. Gegenüber seinem Allelomorphen verhält sich der Faktor *apterous* rezessiv (27).

*Arc — ar.* Flügel bogenförmig nach abwärts gekrümmt hinter dem Abdomen, ähnlich der Mutation *bow* (I. Gruppe) (14, 59, 71, 75).

*Balloon — ba.* Die Flügel sind ballon- oder blasenförmig aufgetrieben und mit Flüssigkeit gefüllt. Die Individuen sind sehr lebhaft, können aber

nicht fliegen und sind fast steril, erzeugen höchstens eine schwache Nachkommenschaft. Die Mutation entstand in einem *truncate*-Stamm (40, 69, 75, 86).

*Black* — *b*. Körper schwarz, ebenso die Haare auf dem Körper sowie die Adern der Flügel. Besonders charakteristisch für die Mutation sind dunkle Bänder, die auf beiden Seiten der Adern entlangziehen. Die Zwischenräume zwischen diesen Bändern sind grau, jedoch ebenfalls dunkler als die Flügel der wilden Fliegen. Junge, eben ausgeschlüpfte *black*-Fliegen unterscheiden sich kaum von normalen grauen Fliegen; das schwarze Pigment entwickelt sich erst allmählich. *Black* ist rezessiv gegenüber *gray*, jedoch nicht vollkommen; die *black-gray*-Heterozygoten sind etwas dunkler als die homozygoten *gray*-Fliegen (3, 5, 14, 40, 46, 51, 59, 68, 69, 71, 75, 86).

*Confluent*. Die Mutation ist kenntlich an einer Verschmelzung des distalen Endes der zweiten Ader mit der Costalader. Das Merkmal ist dominant. In homozygotem Zustande wirkt *confluent* als letaler Faktor; alle homozygoten Mutanten sind nicht lebensfähig. Bei Kreuzung der Mutanten mit normalen Fliegen ist infolgedessen in  $F_2$  das Verhältnis von normal zu *confluent* wie 1 : 2 statt 1 : 3 (32).

*Cream II*. Der Faktor ist ein Nebenfaktor von *eosin*. *Eosin* vermindert die Pigmentierung des Auges im Vergleich zu dem normalen Faktor für die Augenfarbe (*red*), *eosin* + *cream* reduziert die Pigmentierung weiterhin — bei gleichzeitigem Vorhandensein von *eosin* und *cream* ist die Augenfarbe noch heller —, fehlt der Hauptfaktor *eosin*, so bleibt *cream* wirkungslos. Auf andere Augenfarbenfaktoren übt *cream* keinen Einfluß aus (71).

*Curved* — *c*. Die Flügel stehen bei dieser Mutation weit vom Körper ab und sind gekrümmmt. Außerdem unterscheiden sich die Flügel von denen der normalen Fliegen durch die Zartheit ihres Gewebes (3, 5, 75, 86).

*Dachs* — *d*. Die Beine der Mutation fallen durch ihre Kürze auf. Die Lebensfähigkeit der Mutanten ist geringer als die der wilden Fliegen. (59, 75).

*Fringed*. Die Flügel werden nahezu in rechten Winkeln zum Körper gehalten und haben ein sehr dünnes Gewebe, ähnlich der Mutation *spread* (III. Gruppe) (71).

*Jaunty* — *j*. Die Spitzen der Flügel sind scharf nach aufwärts gebogen, ähnlich wie bei der Mutation *jaunty I* (I. Gruppe) (71, 75).

*Purple* — *p*. Augen purpurrot. Ältere *purple*-Fliegen sind von älteren *pink*-Fliegen kaum zu unterscheiden. Bei beiden Mutationen nehmen die Augen mit zunehmendem Alter eine dunkel-purpurfarbene Schattierung an. *Purple* + *vermillion* ergibt orangefarbene Augen (3, 14, 59, 70, 71, 75).

*Speck* — *s*. Die Fliegen haben einen kleinen dunklen Fleck auf jeder Seite des Thorax unterhalb der Flügelbasis (14, 34, 75, 86).

*Strap*. Flügel streifenförmig. Das Merkmal ist rezessiv, jedoch erscheinen bei Kreuzung mit normalen Fliegen in  $F_2$  die Mutanten nur dann in der zu erwartenden Zahl, wenn die Lebensbedingungen, unter denen sie

aufgezogen werden, besonders günstig sind, d. h. wenn die Aufzucht in einzelnen Paaren bei einem Überfluß an Nahrung und in großen Flaschen erfolgt. Unter weniger günstigen Verhältnissen geht die Mutation leichter zugrunde als die Stammform (72).

*Streak* — *S<sub>tr</sub>*. Die Fliegen haben auf der Dorsalseite des Thorax ein breites, der Länge nach verlaufendes dunkles Band. Die Mutation erschien in einer Reinkultur der Mutation *trident* (III. Gruppe). Der Faktor *streak* ist dominant über sein normales Allelomorph. Die homozygoten *streak*-Fliegen sind weniger lebensfähig als die normalen wilden Fliegen (3, 59, 71, 75).

*Trefoil*. An Stelle des dunklen Bandes, das die vorhergehende Mutation charakterisierte, haben die *trefoil*-Fliegen auf der Dorsalseite des Thorax eine dunkle Zeichnung in der Form eines dreiblätterigen Kleeblattes. Die Mutation trat ebenfalls in der Reinkultur der Mutation *trident* auf (71).

*Truncate* — *T<sub>2</sub>*. Flügel an den Enden abgestutzt, häufig nicht länger als das Abdomen, bisweilen kürzer, sehr ähnlich der Mutation *rudimentary* (I. Gruppe). Wie diese Mutation trat auch die Mutation *truncate* in der *beaded*-Rasse auf. An der Entfaltung des Merkmals *truncate* sind mehrere Faktoren beteiligt, von denen der Hauptfaktor (*T<sub>2</sub>*) der II. Gruppe angehört, die beiden Nebenfaktoren (*T<sub>1</sub>* und *T<sub>3</sub>*) der I. und III. Gruppe. Das Merkmal kann nur in Erscheinung treten bei Vorhandensein des Hauptfaktors, die Nebenfaktoren dienen als Verstärker. In der Regel ist einer der beiden Nebenfaktoren erforderlich, wenn der Hauptfaktor wirksam werden soll, jedoch kommt bisweilen selbst bei Vorhandensein der Nebenfaktoren das Merkmal nicht zur Entwicklung. Gegenüber seinem normalen Allelomorph verhält sich *truncate* rezessiv, unter gewissen Bedingungen aber ist der Faktor dominant, nämlich dann, wenn der Faktor *black* in homozygotem oder heterozygotem Zustande anwesend ist. Außerdem beeinflussen noch andere Faktoren den Faktor *truncate*. So wirkt der in der I. Gruppe lokalisierte Faktor *bar* in ähnlicher Weise als Verstärker wie der Faktor *T<sub>1</sub>*. Der Geschlechtsfaktor verstärkt ebenfalls *truncate*, d. h. das Merkmal *truncate* erscheint leichter bei den Weibchen als bei den (nur ein X-Element besitzenden) Männchen; das Merkmal kann daher als „teilweise geschlechtsbegrenzt“ bezeichnet werden. Die Mutation ist weitgehend steril, und zwar kann als Regel gelten, daß, je größer infolge des Zusammentreffens verschiedener Faktoren der Prozentsatz der *truncate*-Fliegen, desto geringer die Fruchtbarkeit ist (19, 40, 71, 75).

*Extra vein*. Die Fliegen haben ein anormales Flügelgeäder; zumeist bestehen die Anormalitäten in Unregelmäßigkeiten an den Längsadern (24, 71)

*Vestigial* — *v<sub>g</sub>*. Die Mutation, die in der *truncate*-Rasse erschien und anfangs als „*wingless*“ bezeichnet wurde, besitzt nur Spuren von Flügeln, die in der Hauptsache aus den modifizierten Basalpartien des normalen Flügels bestehen. Die Halteren sind ebenfalls in der Größe stark reduziert und in der Form verändert (3, 14, 25, 40, 51, 52, 59, 69, 71, 75, 86).

### III. Gruppe.

*Band — b<sub>n</sub>.* Wie die Mutationen *streak* und *trefoil* (II. Gruppe) trat auch diese Mutation in der Reinkultur der Mutation *trident* (siehe unten) auf und ist ebenfalls charakterisiert durch eine besondere dunkle Zeichnung auf der Dorsalseite des Thorax (71, 75).

*Beaded — B<sub>d</sub>, b<sub>d</sub>.* Die 1910 in einer mit Radiumstrahlen behandelten Kultur zuerst beobachteten Mutanten haben eigenartig gerandete und rückgebildete Flügel. Das Merkmal ist sehr variabel, es kommen alle Übergänge vom fast normalen Flügel bis zu schmalen Streifen vor. Der Grad der Anormalität und der Prozentsatz der anormalen Nachkommenschaft können durch Selektion und Kreuzung mit normalen wilden Fliegen verändert werden. Da der Faktor *beaded* mit allen Faktoren des III. Chromosoms Koppelung zeigt, gehört er der III. Gruppe an. Bisweilen wird das Merkmal *beaded* auch gemeinsam mit Eigenschaften vererbt, deren Faktoren in der II. Gruppe lokalisiert sind, und zwar ist in diesen Fällen der Prozentsatz der *beaded*-Fliegen und der Grad der Anormalität größer als beim Fehlen der Koppelung. DEXTER erklärt diese Erscheinung mit der Annahme, daß in der II. Gruppe ein Faktor existiert, der als Verstärker des Faktors *beaded* dient. Indem dieser Verstärkungsfaktor entweder erhalten oder eliminiert werden kann, ist eine Beeinflussung der Nachkommenschaft durch Selektion möglich. Der Verstärkungsfaktor ist rezessiv, in homozygotem Zustande wirkt er als letaler Faktor. Der Faktor *beaded* ist bisweilen dominant, bisweilen rezessiv. Die Dominanzverhältnisse sind abhängig von dem Vorhandensein oder Fehlen des Verstärkungsfaktors und von den äußeren Bedingungen. Wird z. B. die Kultur feucht gehalten, so ist die Zahl der *beaded*-Fliegen in  $F_1$  größer als bei trockener Kultur, bei alkalischer Ernährung ist sie größer als bei sauerer. Auch die Natur des Eizytoplasmas scheint von Einfluß auf die Dominanzverhältnisse zu sein (12, 40, 71).

*Cream III.* Nebenfaktor von *eosin*, wirkt ebenso wie *cream II* (siehe II. Gruppe) (71).

*Deformed — D<sub>ef</sub>.* Augen anormal gestaltet, dominanter Faktor (75).

*Dichaete — D<sub>ic</sub>.* Borsten verdoppelt, dominanter Faktor (75).

*Ebony — eb.* Körper ebenholzfarben, noch dunkler als *black* (II. Gruppe). Der Faktor verhält sich rezessiv gegenüber seinem normalen Allelomorphen, jedoch sind die Heterozygoten meist etwas dunkler als die wilde Form. Die weiblichen Mutanten sind oft steril, die männlichen erzeugen bei Kreuzung mit anderen Formen eine normale Nachkommenschaft. *Sooty* und *ebony* sind Allelomorphen, *ebony* ist dominant über *sooty* (60, 71, 75, 84, 86).

*Kidney — k.* Augen nierenförmig (3, 14, 59, 75).

*Peach — pe.* Augen pfirsichfarben. *Peach* und *pink* sind Allelomorphen. *Peach-pink*-Heterozygoten haben eine intermediäre Augenfarbe (71).

*Pink* — *p*. Augen blaßrot, heller und durchsichtiger als das normale Auge. Mit dem Alter der Fliege dunkelt die Farbe und wird ähnlich wie *red* und schließlich wie *purple*, so daß ältere *pink*-Fliegen von älteren *purple*-Fliegen kaum zu unterscheiden sind. In Gruppe I liegen zwei Faktoren, die mit *pink* fast vollständig übereinstimmende Augenfarben hervorrufen (3, 14, 19, 22, 23, 39, 41, 47, 48, 59, 65, 71, 75, 84, 86).

*Rough* — *r*. Ommatidien abnormal angeordnet, ähnlich der Mutation *facet* (I. Gruppe) (14, 71, 75).

*Sepia* — *se*. Augen sepiafarben (70, 75).

*Sooty* *eb<sup>so</sup>*, *so*. Körper rufsfarben. *Sooty* und *ebony* sind Allelomorphen, beide sind rezessiv gegenüber dem normalen Allelomorph, *ebony* ist dominant über *sooty* (14, 71, 75).

*Spineless* — *sps*. Körper borstenlos (75).

*Spread* — *spr*. Die Flügel haben normale Form, jedoch ist das Gewebe dünner als normalerweise, außerdem werden die Flügel in rechten Winkeln zur Längsachse des Körpers gehalten, ähnlich der Mutation *fringed* (II. Gruppe). Die Mutation trat in der *beaded*-Rasse auf (12, 71).

*Trident*. Auf der Dorsalseite des Thorax befindet sich eine dunkle Zeichnung in der Form eines Dreizacks (71).

*Truncate intensifier* — *T<sub>3</sub>*. Verstärkungsfaktor für *truncate* (siehe II. Gruppe) (19, 71, 75).

#### IV. Gruppe.

*Bent* — *b<sub>c</sub>*. Die Flügel werden vom Körper abgehoben und sind nahe der Basis nach rückwärts gebogen. Häufig sind sie gekrümmmt, mit konvexer Dorsalseite, und verkürzt. Bei großer Trockenheit tritt das Merkmal nicht in Erscheinung. Außer diesem Merkmal ist für die Mutation noch charakteristisch, daß das Metatarsalglied stark verkürzt und verdickt ist (14, 73, 74, 75).

*Eyeless*. Den Fliegen fehlen entweder Augenpigment und Ommatidien vollständig, oder ein bzw. beide Augen sind in der Größe stark reduziert. In einer reinen Rasse zeigen alle Individuen irgendwelche Defekte in der Augenstruktur (16, 75).

### III. Die geschlechtsgebundene Vererbung.

Besonders eingehend haben MORGAN und seine Mitarbeiter die geschlechtsgebundene Vererbung<sup>1)</sup> studiert, d. h. das genetische Verhalten

<sup>1)</sup> Die geschlechtsgebundene Vererbung wurde anfangs von MORGAN — wie von anderer Seite vielfach auch heute noch — als geschlechtsbegrenzte Vererbung bezeichnet. Da aber die geschlechtsgebundenen Eigenschaften in beiden Geschlechtern auftreten können und nur von der Verteilung der Geschlechtschromosomen abhängig sind — im Gegensatz zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen, die normalerweise nur in einem Geschlecht vorkommen, also geschlechtsbegrenzt sind —, empfiehlt es sich, zwischen geschlechtsgebundener („sex-linked“) und geschlechtsbegrenzter („sex-limited“) Vererbung scharf zu unterscheiden.

der Faktoren, die in den Geschlechtschromosomen lokalisiert sind (Gruppe I). Bei Besprechung der Chromosomenverhältnisse wurde bereits darauf hingewiesen, daß *Drosophila ampelophila* im weiblichen Geschlecht zwei X-Chromosomen, im männlichen hingegen ein X- und ein Y-Chromosom besitzt. Im Laufe der Experimente stellte sich nun heraus, daß das Y-Chromosom im männlichen Geschlecht ein rudimentäres Gebilde ist, das als Erbfaktoreenträger nicht mehr in Betracht kommt, oder dessen Erbfaktoren doch jedenfalls keinen Einfluß mehr auf die Eigenschaften ausüben, die durch die Erbfaktoren des Partners, des X-Chromosoms, hervorgerufen werden. Der Einfluß des Y-Chromosoms ist gleich null, die Resultate sind so, als ob es überhaupt nicht vorhanden wäre. Mag auch die Feststellung der Funktionslosigkeit des Y-Chromosoms zunächst überraschen, so wird sie doch verständlich, wenn man die durch die Zytologie ermittelten Tatsachen über das Verhalten mancher Geschlechtschromosomen bei verschiedenen Tieren berücksichtigt. Schaltet man das Y-Chromosom aus der Beobachtung aus, so erklärt sich das von den Faktoren der übrigen Gruppen abweichende genetische Verhalten

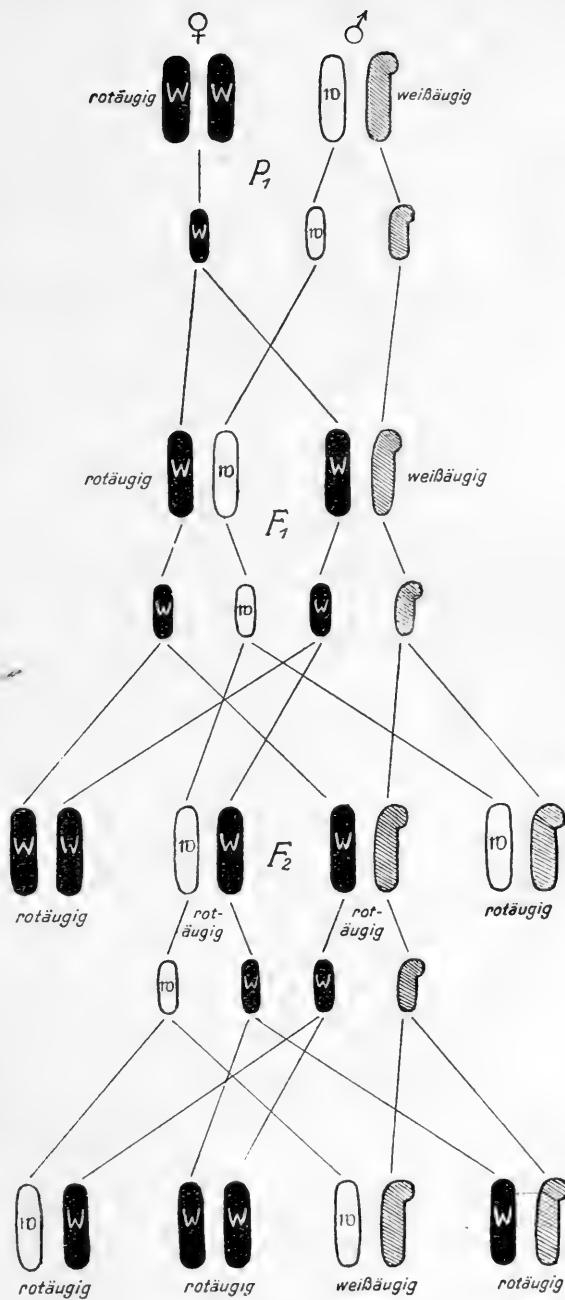


Fig. 2. Verhalten der Geschlechtschromosomen und der geschlechtsgebundenen Faktoren bei Kreuzung eines rotäugigen Weibchens mit einem weißäugigen Männchen.  $w$  = Faktor für Weißäugigkeit,  $W$  = sein normales (dominantes) Allelomorph. (Nach MORGAN usw. 71.)

der der Gruppe I angehörigen Erbfaktoren in ungezwungener Weise, ihre Vererbung folgt der Verteilung der X-Chromosomen. Betrachten wir z. B. die Vererbung des geschlechtsgebundenen Merkmals *white*. Die Mutation *white* (*w*), charakterisiert durch weiße Augen, trat in einer reinrassigen *Drosophila*-Kultur auf, die bereits ein Jahr lang durch eine größere Reihe von Generationen gezüchtet worden war, und zwar erschien zunächst nur ein Exemplar, ein Männchen (35). Bei Kreuzung dieses Männchens mit einem normalen, rotäugigen Weibchen entstanden in  $F_1$  über 1000 rotäugige Individuen, Männchen und Weibchen (außer 3 weißäugigen Männchen, die wohl als neue Mutationen aufzufassen sind und hier außer Betracht bleiben können). Rotäugigkeit ist also dominant über Weißäugigkeit. Bei Inzucht der  $F_1$  erhielt MORGAN folgende  $F_2$ : über 2000 rotäugige Weibchen, ca. 1000 rotäugige Männchen und nahezu 800 weißäugige Männchen. Wurde ein heterozygotes rotäugiges Weibchen mit einem weißäugigen Männchen rückgekreuzt, so entstanden rotäugige und weißäugige Individuen, Männchen und Weibchen, in ungefähr gleicher Zahl. Bei Paarung eines weißäugigen Weibchens mit einem rotäugigen Männchen waren alle  $F_1$ -Männchen weißäugig, alle  $F_1$ -Weibchen rotäugig, es erfolgte also eine Vererbung übers Kreuz („criss-cross heredity“).

Die Erklärung für diese Resultate geben die beifolgenden Schemata (Fig. 2 u. 3), die die Verteilung der X-Chromosomen in den verschiedenen Kreuzungen veranschaulichen. Alle X-Chromosomen mit dem Faktor *W* (= Rotäugigkeit) sind dunkel gehalten, alle mit dem Faktor *w* (= Weißäugigkeit) hell. Auch das Y-Chromosom ist der Vollständigkeit halber wiedergegeben. Ganz nach dem gleichen Schema vererben sich auch die übrigen geschlechtsgebundenen Eigenschaften. Das Resultat ist äußerlich nur dann anders, wenn das betrachtete geschlechtsgebundene Merkmal über den normalen Zustand dominant ist. So erhielt TICE (88) bei Kreuzung eines Männchens der Mutation *bar* (Männchen mit „Bandaugen“) mit einem normaläugigen Weibchen in  $F_1$  bandäugige Weibchen und normaläugige Männchen (Vererbung übers Kreuz). Die Kreuzung lässt sich durch das Schema Fig. 2 illustrieren, nur ist eben in diesem Falle Bandäugigkeit, d. h. die Mutation, dominant über Normaläugigkeit. Bei der reziproken Kreuzung (homozygotes bandäugiges Weibchen  $\times$  normaläugiges Männchen) entstehen infolgedessen in  $F_1$  lauter bandäugige Individuen, jedoch sind alle Weibchen heterozygot; die Männchen können ja, da ihrem X-Chromosom ein funktionsfähiger Partner fehlt, hinsichtlich geschlechtsgebundener Faktoren niemals heterozygot sein.

#### IV. „Non-disjunction“.

Die chromosomal Interpretation der geschlechtsgebundenen Vererbung findet eine vortreffliche Bestätigung durch die Entdeckung einer gelegentlichen Erscheinung, die BRIDGES (1, 2) als „Non-disjunction“ bezeichnet hat.

Es handelt sich hier um eine anormale Verteilung der Geschlechtschromosomen bei der Reifung der Eizellen, mit der eine anormale Verteilung aller geschlechtsgebundenen Faktoren Hand in Hand geht.

Bei Kreuzung eines weißäugigen Weibchens mit einem rotäugigen Männchen findet, wie oben ausgeführt, eine Vererbung übers Kreuz statt: alle  $F_1$ -Weibchen sind rotäugig, alle Männchen sind weißäugig. BRIDGES beobachtete nun, daß bei einer solchen Kreuzung 5% Weibchen entstanden, die gleich der Mutter, und 5% Männchen, die gleich dem Vater waren, d. h. insgesamt 5% aller Individuen der  $F_1$ -Generation zeigten eine anormale Vererbung. Dieses Resultat erklärte BRIDGES mit der Annahme, daß bei einem gewissen Prozentsatz von Eiern der  $P_1$ -Mutter die Trennung der Geschlechtschromosomen, der beiden X-Elemente, während der Reifung unterblieb („Non-disjunction“), eine Annahme, für die er späterhin durch die zytologische Untersuchung in der Tat die Bestätigung erbringen konnte. In einem Teil der Eier der zur Kreuzung benutzten Weibchen waren folglich zwei X-Chromosomen enthalten, in einem anderen Teil, bei dem beide X-Chromosomen in den Richtungskörper wanderten, gar keine. Bei Befruchtung eines Eies mit zwei X, beide mit dem Faktor  $w$ , mit einem Spermium ohne X, d. h. mit einem Y-Element, muß ein weißäugiges Weibchen entstehen. Andererseits muß die Befruchtung eines Eies ohne X mit einem X-Spermium, dieses mit

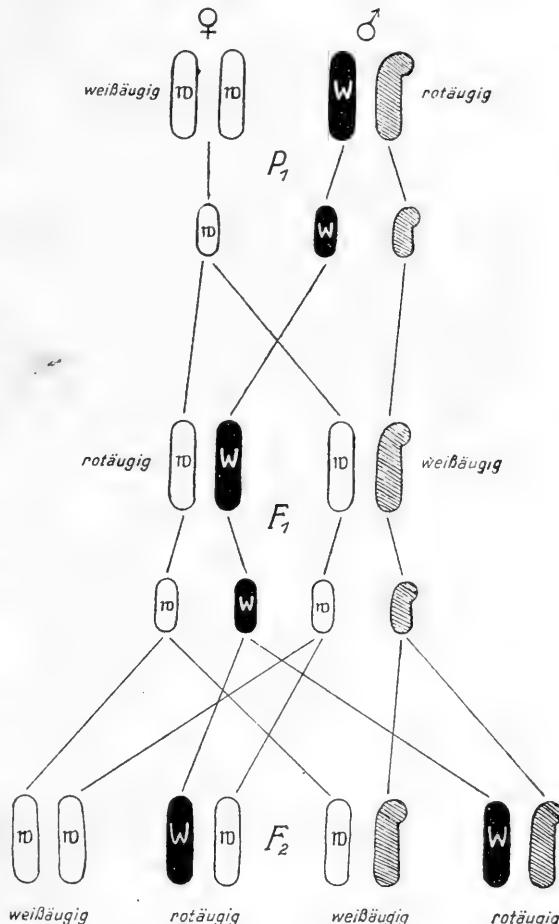


Fig. 3. Verhalten der Geschlechtschromosomen und der geschlechtsgebundenen Faktoren bei Kreuzung eines weißäugigen Weibchens mit einem rotäugigen Männchen.

(Nach MORGAN usw. 71.)

dem Faktor  $W$ , die Entstehung eines rotäugigen Männchens zur Folge haben. Die überhaupt möglichen Kombinationen sind aus dem beifolgenden Schema (Fig. 4) ersichtlich. Die durch eine Klammer zusammengefaßten vier Kombinationen sind anormal. Die vierte von diesen, bei der kein X-Element vorhanden ist, ist nicht lebensfähig. Die anormalen rotäugigen Weibchen enthalten drei X-Chromosomen, zwei mit dem  $w$ -, eins mit dem  $W$ -Faktor, sind aber äußerlich von den normalen Weibchen, die ebenfalls rotäugig sind, nicht zu unterscheiden; die Dominanzverhältnisse werden also durch das

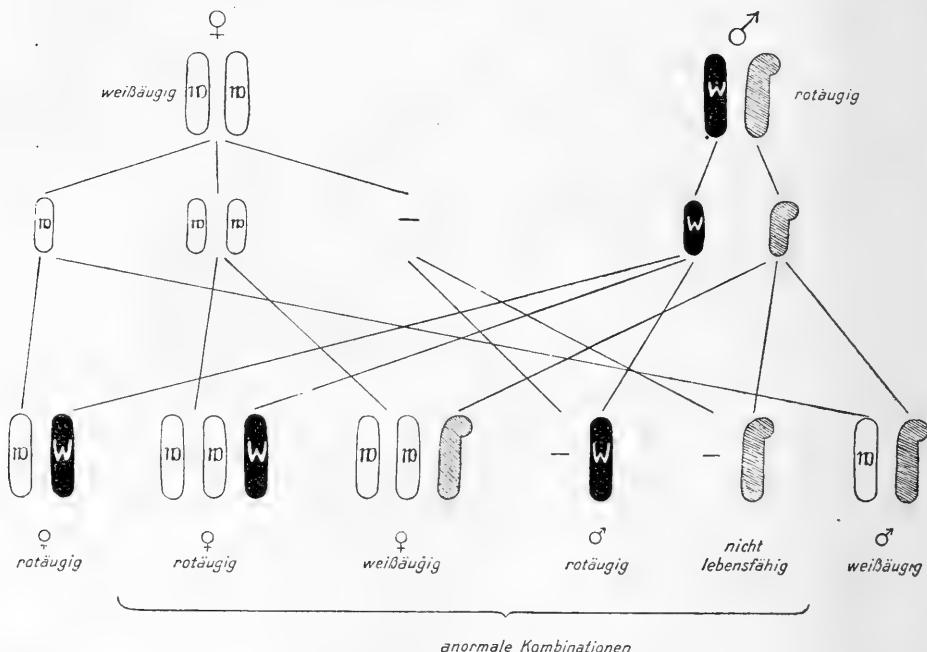


Fig. 4. „Non-disjunction“ bei der Reifung der Geschlechtszellen eines weißäugigen Weibchens und Kreuzung dieses Weibchens mit einem rotäugigen Männchen.

Vorhandensein von zwei  $w$ -Faktoren nicht geändert. Die anormalen weißäugigen Weibchen enthalten außer zwei X-Elementen, beide mit dem  $w$ -Faktor, ein Y-Element; woher die X-Elemente stammen — sie sind in diesem Falle beider mütterlicher Herkunft —, ist für die Entstehung des weiblichen Geschlechtes gleichgültig. Die Eireifung muß bei beiden Sorten von anormalen Weibchen infolge der Existenz eines überzähligen Chromosoms wieder in anormaler Weise vor sich gehen. Das weißäugige Weibchen (XXY) bildet vier Sorten von Eiern: Eier mit XY, Eier mit X, Eier mit XX und Eier mit Y. Die beiden ersten Sorten von Eiern sind das Resultat einer

mehr symmetrischen Paarung der Geschlechtschromosomen und sind häufiger als die beiden letzten Sorten. Wird nun ein solches anomales weißäugiges Weibchen mit einem rotäugigen Männchen gekreuzt, so sind die im Schema Fig. 5 zusammengestellten acht Kombinationen möglich. Die Kombinationen 3, 4, 7 und 8 (letztere ist nicht lebensfähig) sind seltener als die übrigen Kombinationen. Die weißäugigen Weibchen (Komb. 4) werden, da sie wieder ein überzähliges Geschlechtschromosom besitzen, sich auch weiterhin abnormal verhalten. Die rotäugigen Männchen (Komb. 5) hingegen haben einen normalen Chromosomenbestand. Kreuzt man sie mit einem normalen Weibchen, so geben sie denn auch ganz normale Nachkommenschaft.

Die zytologische Untersuchung des Falles ist zwar noch nicht so weit gediehen wie die ex-

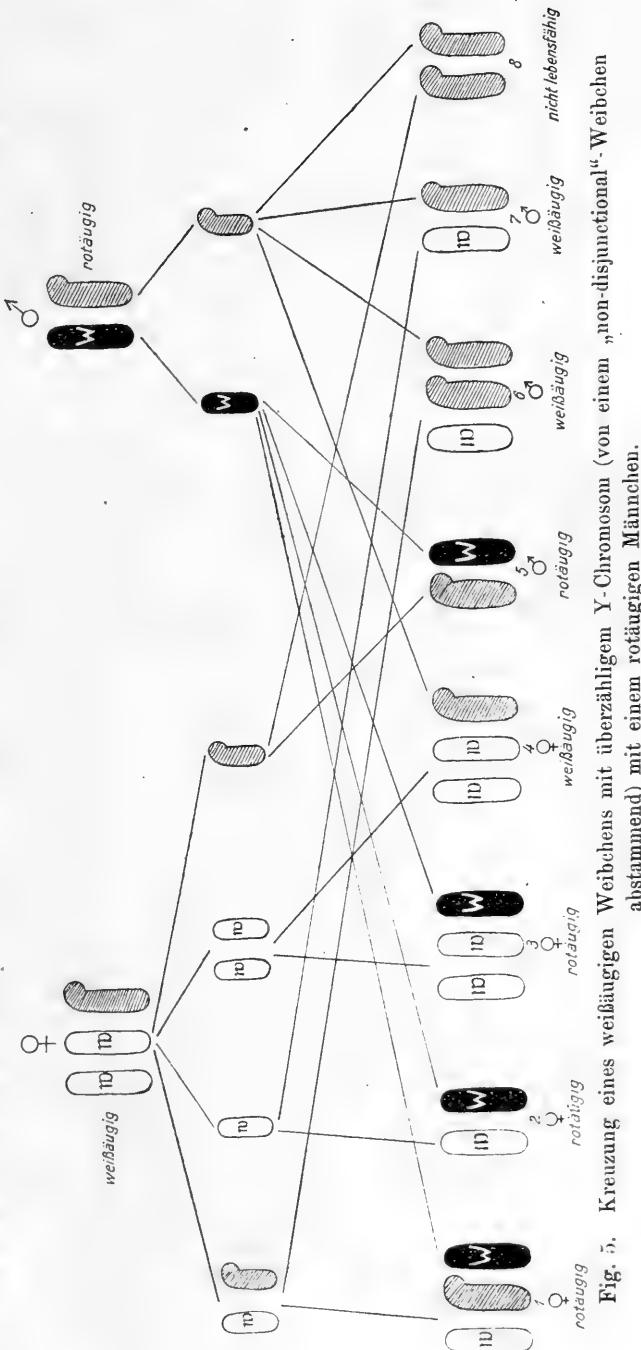


Fig. 5. Kreuzung eines weißäugigen Weibchens mit überzähligen Y-Chromosom (von einem „non-disjunctional“ Weibchen abstammend) mit einem rotäugigen Männchen.

perimentelle, immerhin aber hat BRIDGES bereits feststellen können, daß die anormalen weißäugigen Weibchen drei Geschlechtschromosomen enthalten, nämlich außer einem XY-Paar noch ein überzähliges X-Element (Fig. 6), und damit ist wohl der Beweis erbracht, daß die von BRIDGES gegebene Interpretation richtig ist. Ein zytologisch untersuchtes weißäugiges Weibchen wies vier Geschlechtschromosomen auf, zwei X- und zwei Y-Elemente. Das Weibchen dürfte entstanden sein infolge Kreuzung eines XXY-Weibchens (Komb. 4, Fig. 5) mit einem XYY-Männchen (Komb. 6, Fig. 5).

Über die Ursache der abnormalen Verteilung der Geschlechtschromosomen in einem gewissen Prozentsatz der Eier des bei der Ausgangskreuzung benutzten weißäugigen Weibchens konnte bisher nichts ermittelt werden. Es lag die Vermutung nahe, es handele sich um eine Mutation, d. h. um das Auftreten eines Erbfaktors im X-Chromosom, der das gegenseitige Verhalten der X-Chromosomen beeinflußt. Die Vermutung erwies sich indessen als unrichtig; es war nicht möglich, eine „non-disjunctional-Rasse“ zu züchten.



Fig. 6. Chromosomengarnitur des XXY-Weibchens.

(Nach MORGAN usw. 71.)

Faktoren der betrachteten Merkmale alle in ein und demselben Chromosomenpaar, so können sie nicht unabhängig voneinander mendeln, sie sind gegenseitig gekoppelt, gekoppelt wenigstens dann, wenn sie von derselben Seite in die Kreuzung eintreten. Die Faktoren *yellow* (*y*) und *white* (*w*) z. B. liegen beide im ersten Chromosom, die durch sie bedingten Merkmale gelbe Körperfarbe und weiße Augen sind also geschlechtsgebunden. Wird ein homozygotes *yw*-Weibchen mit einem normalen wilden Männchen (= *YW*, d. h. graue Körperfarbe und rote Augen) gekreuzt (Fig. 7), so werden in  $F_1$  die Weibchen (*YyWw*) das Aussehen der normalen Fliegen zeigen, da *yellow* und *white* rezessiv sind, die Männchen (*yw*) werden gelb und weißäugig sein. Bei der Bildung der Geschlechtszellen von  $F_1$  werden die Chromosomenpaare getrennt und damit auch die Faktoren *yellow* und *white* von ihren Allelomorphen, im weiblichen Geschlecht wenigstens; das Männchen besitzt ja außer einem X-Chromosom nur ein Y-Chromosom ohne Erbfaktoren, *y* und *w* haben also hier keine Allelomorphen. Wäre die Koppelung zwischen *yellow*

## V. Koppelung und Faktorenaustausch.

Werden zwei Rassen miteinander gekreuzt, die sich durch zwei oder mehrere Merkmale unterscheiden, welche durch Erbfaktoren hervorgerufen werden, die in verschiedenen Chromosomenpaaren liegen, so wird jedes Merkmal ganz unabhängig von dem anderen vererbt. Liegen aber die Fak-

und *white* vollständig, so könnte das  $F_1$ -Weibchen nur *yw*- und *YW*-Gameten bilden, und in  $F_2$  könnten nur wieder die beiden Formen der  $P_1$ -Generation, nämlich gelbe weißäugige und graue rotäugige Individuen, entstehen. In Wirklichkeit entsteht aber auch ein gewisser Prozentsatz gelber rotäugiger und grauer weißäugiger Individuen. Das ist nur möglich, wenn die Weib-

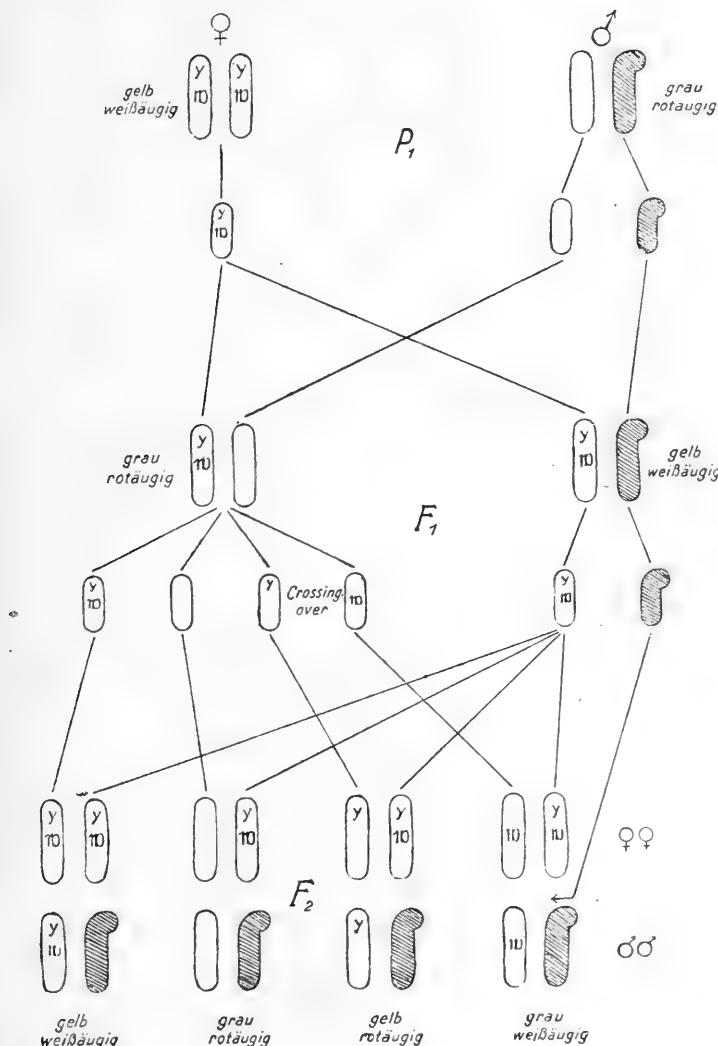


Fig. 7. Crossing over: Kreuzung eines gelben weißäugigen Weibchens mit einem grauen rotäugigen Männchen.  $y$  = Faktor für gelbe Körperfarbe,  $w$  = Faktor für Weißäugigkeit, die beiden normalen Allelomorphen ( $Y$  und  $W$ ), die beide dominant sind, sind nicht angegeben. (Nach MORGAN usw. 71.)

chen neben den *yw*- und den *YW*-Gameten auch *yW*- und *Yw*-Gameten bilden, wenn also in einem gewissen Prozentsatz der Eier ein Faktorenaustausch, ein „crossing over“, wie MORGAN sagt, zwischen den Chromosomenpaaren erfolgt. Stellt man das Verhältnis der vier Klassen der  $F_2$ -Generation fest, so findet man, daß 99% der Nachkommen von  $F_1$  gelb weißäugig (49,5%) und grau rotäugig (49,5%), also gleich der  $P_1$ -Generation, hingegen nur 1% gelb rotäugig (0,5%) und grau weißäugig (0,5%) sind. Das bedeutet, daß nur bei einem Prozent der Eier der  $F_1$ -Weibchen ein Austausch zwischen *yellow* und *white* stattgefunden hat; im männlichen Geschlecht kann natürlich kein Faktorenaustausch zwischen den beiden Geschlechtschromosomen vor sich gehen.

Bei der reziproken Kreuzung (homozygotes graues rotäugiges Weibchen  $\times$  gelbes weißäugiges Männchen) ist  $F_1$  einheitlich grau rotäugig, in  $F_2$  erhalten wir wieder vier Klassen, und zwar wieder 99% graue rotäugige und gelbe weißäugige Individuen und 1% gelbe rotäugige und graue weißäugige Individuen. Der Faktorenaustausch hat wieder bei einem Prozent der Eier stattgefunden.

Wie verhalten sich aber die Faktoren, wenn sie von verschiedenen Seiten in die Kreuzung eintreten? Es sei z. B. das  $P_1$ -Weibchen homozygot gelb rotäugig (*yyWW*) und das  $P_1$ -Männchen grau weißäugig (*Yw*). *Yellow* und *white* liegen in diesem Falle bei den  $F_1$ -Weibchen in verschiedenen X-Chromosomen, *yellow* im X-Chromosom von der Mutter, *white* im X-Chromosom vom Vater. Bei der Bildung der Geschlechtszellen der  $F_1$ -Weibchen werden die beiden X-Chromosomen getrennt und damit in der Regel auch die Faktoren *yellow* und *white*. Während im obigen Falle *yellow* und *white* gekoppelt waren, bleiben sie hier meistens getrennt. Auch hier aber entstehen in  $F_2$  nicht nur die beiden den  $P_1$ -Individuen gleichen Klassen, gelb rotäugige und grau weißäugige Individuen, sondern außerdem noch grau rotäugige und gelb weißäugige Individuen. Das Verhältnis der vier Klassen ist ebenso wie vorher: 99% sind gelb rotäugig und grau weißäugig, 1% ist grau rotäugig und gelb weißäugig. Das beweist, daß die Koppelung der Faktoren *yellow* und *white* bzw. ihrer Allelomorphen einen ganz bestimmten Grad hat. Mögen die beiden Faktoren im heterozygoten Weibchen in einem X-Chromosom oder mag der eine Faktor in dem einen, der andere in seinem Partner liegen, ein Austausch erfolgt nur in 1% der Fälle.

MORGAN und seine Mitarbeiter haben in der Folge eine große Zahl von Faktoren auf ihren Koppelungsgrad untersucht, und dabei ergab sich, daß der Koppelungsgrad sehr verschieden sein kann, daß er aber für zwei Faktoren immer ein bestimmter ist. Der Koppelungsgrad von *yellow* und *white* beträgt, wie oben ausgeführt, 1, d. h. in 100 Fällen werden *yellow* und *white* einmal durch ein Crossing-over getrennt; die beiden Faktoren sind also sehr stark gekoppelt. *White* und *miniature* sind viel loser gekoppelt; der Koppelungsgrad dieser beiden Faktoren ist 33, d. h. in 100 Fällen werden *white* und *miniature*

33 mal getrennt. Noch lockerer ist die Koppelung von *white* und *bar*; der Koppelungsgrad ist hier gleich 44.

In gleicher Weise wie in Gruppe I findet auch in den Gruppen II und III ein Faktorenaustausch statt. Den Gruppen II und III entsprechen die beiden großen hantelförmigen Chromosomenpaare. Im Gegensatz zu den Geschlechtschromosomen (Gruppe I) sind bei den Autosomen morphologische Differenzen zwischen den homologen Elementen in keinem Geschlecht nachweisbar; während das Y-Element funktionslos ist, sind alle Autosomen auch im männlichen Geschlecht vollwertige Erbträger. Man sollte deshalb erwarten, daß zwischen den Autosomen auch beim Männchen ein Faktorenaustausch erfolgt. Das ist indessen merkwürdigerweise nicht der Fall. Ebenso wie in Gruppe I ist auch in den Gruppen II und III der Faktorenaustausch auf das weibliche Geschlecht beschränkt. Worauf das vollständige Fehlen des Crossing-over im männlichen Geschlecht zurückzuführen ist, ist bis jetzt vollständig unbekannt.

Gruppe IV, die in den kleinen, kugeligen Chromosomen lokalisiert zu denken ist, muß entsprechend den Chromosomen sehr klein sein; erst zwei Erbfaktoren wurden bisher für sie nachgewiesen, *bent* und *eyeless*. Die beiden Mutationen traten in verschiedenen Kulturen auf. Alle Versuche, die Merkmale *bent* und *eyeless* zu vereinigen, scheiterten. In Gruppe IV fehlt also offenbar ein Faktorenaustausch, die Faktoren dieser Gruppe sind total gekoppelt. Es ist allerdings mit der Möglichkeit zu rechnen, daß beim Auffinden weiterer Faktoren auch in dieser Gruppe noch ein Faktorenaustausch ermittelt wird.

Die fortgesetzten Untersuchungen über Koppelungsgrad und Faktorenaustausch haben allmählich eine Vorstellung darüber gewinnen lassen, in welcher Weise die Faktoren im Chromosom angeordnet sind, und wie der Austausch der Faktoren zwischen den homologen Chromosomen erfolgt.

Es ist bei zahlreichen Objekten beobachtet worden, daß auf gewissen Stadien der Synapsis die Chromosomen sich paarweise umeinanderwickeln. Auf diese Beobachtung begründete JANSSENS seine Theorie der Chiasmatypie. Nach dieser Theorie treten die beiden homologen Chromosomen, während sie umeinandergewickelt sind, an den Kreuzungsstellen in näheren Kontakt, sie verschmelzen hier miteinander. Wenn nun die Verbindung der beiden Chromosomen wieder gelöst wird, so werden sie nach JANSSENS nicht immer wieder so getrennt, daß die ursprünglichen Chromosomen resultieren, sondern es kann ein Austausch von Chromosomenstücken zwischen den Paaren stattfinden. Fig. 8 veranschaulicht diesen Vorgang. Die beiden Chromosomen L und M konjugieren parallel (a), wickeln sich einmal umeinander und verschmelzen an der Kreuzungsstelle (b), trennen sich dann aber nicht wieder durch einfaches Auseinanderwickeln, sondern beide Chromosomen brechen an der Kreuzungsstelle auseinander (c), und die obere Hälfte des Chromosoms L vereinigt sich jetzt mit der unteren Hälfte des Chromosoms M,

während die obere Hälfte von M mit der unteren von L in Verbindung tritt (d). Unter Zugrundelegung dieser Theorie betrachtet MORGAN den Faktorenaustausch als das Resultat der Paarung und Trennung der Chromosomen während der Synapsis. Sind die Erbfaktoren im Chromosom in der Form der Glieder einer Kette angeordnet, so müssen bei dem in Fig. 8 dargestellten Vorgang die in der unteren Hälfte des Chromosoms L liegenden Erbfaktoren von denen, die in der oberen Hälfte liegen, getrennt werden; diese letzteren kommen zusammen mit den homologen Faktoren — gleiche Anordnung der Faktoren in jedem Chromosom vorausgesetzt — in der unteren Hälfte von M. Wenn die Kreuzung der Chromosomen und das nachfolgende Auseinanderbrechen nicht immer an der gleichen Stelle erfolgt, so werden bald diese, bald jene Faktoren getrennt, doch werden zwei Faktoren um so seltener voneinander getrennt, je näher sie im Chromosom beieinander liegen, d. h. der Prozentsatz des Faktorenaustausches ist ein Ausdruck des Abstandes zweier Faktoren voneinander. In Fig. 9 bezeichne A, B und C die

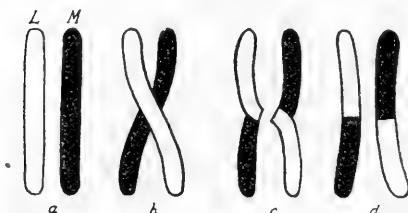


Fig. 8. „Chiasmotypie.“  
(Nach MULLER 75.)

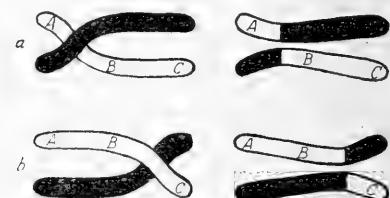


Fig. 9. Einfaches Crossing-over.  
(Nach MULLER 75.)

Lage dreier Erbfaktoren. A liegt an dem einen Ende des Chromosoms, B in der Mitte, C an dem anderen Ende. Die Kreuzung der Chromosomen kann entweder zwischen A und B (a) oder zwischen B und C (b) erfolgen. In dem einen Falle (a) bleiben die Faktoren B und C beisammen, im anderen (b) A und B. A und C aber, die am weitesten auseinander liegen, werden in beiden Fällen getrennt, d. h. die Koppelung der Faktoren A und C ist lockerer als die der Faktoren A und B oder B und C. Je näher zwei Faktoren beieinander liegen, desto unwahrscheinlicher ist es, daß ein Crossing-over zwischen ihnen erfolgt, desto stärker erscheint infolgedessen ihre Koppelung. Die Faktoren *yellow* und *white*, die in 100 Fällen nur einmal getrennt werden, müssen also im Chromosom sehr nahe beieinander liegen, während andererseits *white* und *bar*, zwischen denen in 100 Fällen ca. 44 mal ein Crossing-over erfolgt, viel weiter auseinander liegen müssen. Den Abstand, der notwendig ist, damit zwei Faktoren in 1% getrennt werden, bezeichnet MORGAN als „Einheit“. *Yellow* und *white* sind also eine Einheit, *white* und *miniature* 33 Einheiten voneinander entfernt.

Der Abstand zweier Faktoren voneinander muß entweder gleich der Summe oder gleich der Differenz der Abstände dieser beiden Faktoren von

einem dritten Faktor sein. A und B z. B. seien 20 Einheiten voneinander entfernt, B und C 10 Einheiten (Fig. 10). C kann entweder zwischen A und B (a) oder rechts von B (b) liegen. Im ersten Falle ist der Abstand der Faktoren A und B gleich der Summe der Abstände dieser Faktoren von C:  $AB = AC + BC$  ( $20 = 10 + 10$ ). Im zweiten Falle ist der Abstand der Faktoren A und B gleich der Differenz der Abstände dieser Faktoren von C:  $AB = AC - BC$  ( $20 = 30 - 10$ ). Wenn also durch Feststellung des Koppelungsgrades der Abstand zweier Faktoren von einem dritten Faktor bekannt geworden ist, so läßt sich ohne weiteres auch der Abstand der beiden ersten Faktoren und ihre gegenseitige Lage im Chromosom berechnen.

Als erster hat STURTEVANT (83, 86) die Lage einer größeren Zahl von Faktoren in Gruppe I und II festgestellt. Bei geringerem Abstand führte die Berechnung zu einer Bestätigung der theoretischen Forderung, d. h. AC erwies sich als gleich  $AB + BC$  (Fig. 10 b). Bei größerem Abstand aber, d. h. bei höherem Prozentsatz von Faktorenaustausch, ist der Prozentsatz des Crossing-over von AC geringer als die Summe der Prozentsätze von AC und BC. *White* und *miniature* z. B. sind 33 Einheiten voneinander entfernt,



Fig. 10. Berechnung der gegenseitigen Lage der Faktoren im Chromosom.  
(Nach MULLER 75.)

*miniature* und *bar* 22. *White* und *bar* müssen also, da *miniature* zwischen diesen beiden Faktoren liegt,  $33 + 22 = 55$  Einheiten voneinander entfernt sein. Der Koppelungsgrad ist aber gleich 44. STURTEVANT sieht darin einen Beweis für das Vorkommen eines doppelten Crossing-over bei einem Chromosomenpaar. In allen Fällen, in denen sich die Chromosomen zweimal umeinanderwickeln (Fig. 11 a) und an beiden Kreuzungsstellen in neuer Zusammensetzung auseinanderbrechen (b), gelangen die an den Enden liegenden Faktoren A und C wieder in ein und dasselbe Chromosom. Infolgedessen muß der Prozentsatz des Austausches zwischen diesen beiden Faktoren geringer erscheinen. Ob doppeltes oder gar dreifaches Crossing-over zwischen zwei Faktoren vorkommt oder nicht, läßt sich bei gleichzeitiger Betrachtung eines oder mehrerer dazwischen liegender Faktoren leicht berechnen.

Bei doppeltem Crossing-over können die Kreuzungsstellen nur dann nahe beieinander liegen, wenn die Chromosomen sehr eng umeinander gewickelt sind, und auf diese Weise könnten sehr kleine Gruppen von Faktoren, vielleicht sogar einzelne Faktoren, ausgetauscht werden. Das scheint indessen nie der Fall zu sein. Findet an einer Stelle im Chromosom ein

Faktorenaustausch statt, so sind die rechts und links von dem Crossing-over liegenden Faktoren vor einem zweiten Crossing-over sozusagen geschützt. Die gegenseitige Beeinflussung der Crossing-overs in einem Chromosom hat MULLER (75) als „Interferenz“ bezeichnet. Die Möglichkeit des Vorkommens eines Crossing-over nimmt zu mit der Entfernung von einem anderen Crossing-over, oder, mit anderen Worten, die Interferenz nimmt ab mit der Zunahme der Entfernung zweier Faktoren voneinander.

Die Bestimmung des Abstandes zweier Faktoren kann erschwert werden durch gewisse Faktoren, die den Faktorenaustausch beeinflussen. So fand STURTEVANT in Gruppe II bestimmte Mutationsfaktoren, die in heterozygotem Zustande die Austauschfrequenz herabsetzen, und zwar in bestimmten Regionen der Gruppe sehr stark, in anderen weniger oder gar nicht. Unter bestimmten Bedingungen von Heterozygotie können also verschiedene Regionen des gleichen Chromosoms sich durch ihre Crossing-over-Frequenz unterscheiden. Auch in der Gruppe III wurden Koppelungsvariationen beobachtet, die anscheinend auf die Wirksamkeit einzelner Faktoren zurückzuführen sind. Eine Abnahme der Austauschfrequenz, also eine Zunahme des Koppelungsgrades in Gruppe II will BRIDGES (3) bei zunehmender Nachkommenschaft, d. h. bei den späteren Nachkommen eines Weibchens, gefunden haben.



Fig. 11. Doppeltes Crossing-over.  
(Nach MULLER 75.)

eine Rasse mit 22 Mutationsfaktoren herstellte, von denen 12 in Gruppe I und 10 in Gruppe II lokalisiert sind. Aus Gruppe I waren folgende Faktoren anwesend: *yellow, white, cherry, abnormal, bifid, club, vermilion, miniature, sable, rudimentary, forked, bar*, aus Gruppe II: *streak, dachs, black, jaunty, purple, vestigial, curved, arc, speck, balloon*. In den Chromosomen der  $F_1$ -Weibchen waren diese 22 Faktoren folgendermaßen verteilt (über dem Strich stehen die Faktoren des einen Chromosoms, unter dem Strich die des Partners; die Allelomorphen sind, von dem Allelomorphenpaar *white-cherry* abgesehen, nicht angegeben):

Chromosom I:	$y \ w \ A \ b_i$	$v \ m \ s \ r \ f$	
	$ch$	$c_l$	$B_r$
Chromosom II:	$S_{tr}$	$b_l$	$p_u \ v_g \ a_r \ s_p$
	$d_a$	$j$	$c_v \ b_a$

Die für 22 Faktoren heterozygoten Weibchen wurden mit normalen Männchen gekreuzt. Die Ergebnisse dieser Kreuzung sind aus den folgenden Tabellen ersichtlich. Die 12 Faktoren der Gruppe I vererbten sich vollständig unabhängig von den 10 Faktoren der Gruppe II, auch die Crossing-

## Chromosom I.

Zusammensetzung der Chromosomen der F<sub>1</sub>-Weibchen:  $\frac{y w A b_i}{ch} \quad \frac{v m s r f}{c_l} \quad \frac{}{B_r}$ .

	Gelbe Individuen		Graue Individuen		Summe		
	Non-cross-overs						
	y w A b <sub>i</sub>	v m s r f	186	ch	c <sub>l</sub>	B <sub>r</sub> 200	386
Zwischen	Einfache Cross-overs						
y und w . . . . .	y ch	c <sub>l</sub>	B <sub>r</sub> 2	w A b <sub>i</sub>	v m s r f	5	7
w und A . . . . .	y w	c <sub>l</sub>	B <sub>r</sub> 3	ch A b <sub>i</sub>	v m s r f	5	8
A und b <sub>i</sub> . . . . .	y w A	c <sub>l</sub>	B <sub>r</sub> 4	ch b <sub>i</sub>	v m s r f	11	15
b <sub>i</sub> und c <sub>l</sub> . . . . .	y w A b <sub>i</sub> c <sub>l</sub>		B <sub>r</sub> 17	ch	v m s r f	27	44
c <sub>l</sub> und v . . . . .	y w A b <sub>i</sub>		B <sub>r</sub> 46	ch	c <sub>l</sub> v m s r f	51	97
v und m . . . . .	y w A b <sub>i</sub>	v	B <sub>r</sub> 7	ch	c <sub>l</sub> m s r f	9	16
m und s . . . . .	y w A b <sub>i</sub>	v m	B <sub>r</sub> 18	ch	c <sub>l</sub> s r f	19	37
s und r . . . . .	y w A b <sub>i</sub>	v m s	B <sub>r</sub> 28	ch	c <sub>l</sub> r f	38	66
r und f . . . . .	y w A b <sub>i</sub>	v m s r	B <sub>r</sub> 0	ch	c <sub>l</sub> f	5	5
f und B <sub>r</sub> . . . . .	y w A b <sub>i</sub>	v m s r f	B <sub>r</sub> 0	ch	c <sub>l</sub>	1	1
Zwischen	Doppelte Cross-overs						
y und w, c <sub>l</sub> und v . . . . .	y ch	c <sub>l</sub> v m s r f	1	—	—	—	1
y und w, m und s . . . . .	—	—	—	w A b <sub>i</sub> v m	—	B <sub>r</sub> 1	1
y und w, s und r . . . . .	y ch	c <sub>l</sub> r f	1	w A b <sub>i</sub> v m s	—	B <sub>r</sub> 1	2
y und w, r und f . . . . .	y ch	c <sub>l</sub> f	1	—	—	—	1
w und A, c <sub>l</sub> und v . . . . .	y w	c <sub>l</sub> v m s r f	1	—	—	—	1
w und A, r und f . . . . .	y w	c <sub>l</sub> f	1	—	—	—	1
A und b <sub>i</sub> , c <sub>l</sub> und v . . . . .	—	—	—	ch b <sub>i</sub>	—	B <sub>r</sub> 1	1
A und b <sub>i</sub> , s und r . . . . .	y w A	c <sub>l</sub> r f	1	—	—	—	1
b <sub>i</sub> und c <sub>l</sub> , m und s . . . . .	y w A b <sub>i</sub> c <sub>l</sub>	s r f	1	ch	v m	B <sub>r</sub> 1	2
b <sub>i</sub> und c <sub>l</sub> , s und r . . . . .	y w A b <sub>i</sub> c <sub>l</sub>	r f	4	ch	v m s	B <sub>r</sub> 3	7
c <sub>l</sub> und v, v und m . . . . .	—	—	—	ch	c <sub>l</sub> v	B <sub>r</sub> 1	1
c <sub>l</sub> und v, s und r . . . . .	y w A b <sub>i</sub>	r f	7	ch	c <sub>l</sub> v m s	B <sub>r</sub> 1	8
c <sub>l</sub> und v, r und f . . . . .	y w A b <sub>i</sub>	f	2	—	—	—	2
c <sub>l</sub> und v, f und B <sub>r</sub> . . . . .	y w A b <sub>i</sub>		1	—	—	—	1

## Summe der einfachen und doppelten Crossing-overs

Zwischen	Beob. Zahl	% der Cr.-o.	Zwischen	Beob. Zahl	% der Cr.-o.
y und w . . . . .	12	2	v und m . . . . .	17	2
w und A . . . . .	10	1,5	m und s . . . . .	40	6
A und b <sub>i</sub> . . . . .	17	2	s und r . . . . .	84	11,5
b <sub>i</sub> und c <sub>l</sub> . . . . .	52	7,5	r und f . . . . .	9	1,2
c <sub>l</sub> und v . . . . .	112	16	f und B <sub>r</sub> . . . . .	2	0,3

## Chromosom II.

Zusammensetzung der Chromosomen der F<sub>1</sub>-Weibchen:  $\frac{St_r \ b_l \ p_u \ v_g \ a_r \ s_p}{d_a \ j \ c_v \ b_a}$ .

(In der Tabelle sind die Angaben für den Faktor *arc* weggelassen, da sein Verhalten nicht in allen Experimenten verfolgt wurde.)

	Streak-Individuen						Nicht-streak-Individuen					Summe				
	Non-cross-overs															
	<i>Str</i>	<i>bi</i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>a<sub>r</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	68	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	82	150			
Zwischen										Einfache Cross-overs						
<i>Str</i> und <i>d<sub>a</sub></i>	.	.	.	.	.	.	<i>Str</i> <i>d<sub>a</sub></i> <i>j</i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	11	<i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	15	26
<i>d<sub>a</sub></i> und <i>b<sub>l</sub></i>	.	.	.	.	.	.	<i>Str</i> <i>j</i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	24	<i>d<sub>a</sub></i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	19	43
<i>b<sub>l</sub></i> und <i>j</i>	.	.	.	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i> <i>j</i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	1?	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	0	1?	
<i>j</i> und <i>p<sub>u</sub></i>	.	.	.	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	3	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i> <i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	6	9
<i>p<sub>u</sub></i> und <i>v<sub>g</sub></i>	.	.	.	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i> <i>p<sub>u</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	14	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	20	34
<i>v<sub>g</sub></i> und <i>c<sub>v</sub></i>	.	.	.	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i> <i>p<sub>u</sub></i> <i>v<sub>g</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	10	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i>	<i>s<sub>p</sub></i>	11	21	
<i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>	.	.	.	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i> <i>p<sub>u</sub></i> <i>v<sub>g</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	51	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	50	101	
<i>s<sub>p</sub></i> und <i>b<sub>a</sub></i>	.	.	.	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i> <i>p<sub>u</sub></i> <i>v<sub>g</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	0	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i>	<i>c<sub>v</sub></i>	0	0	
Zwischen										Doppelte Cross-overs						
<i>Str</i> und <i>d<sub>a</sub></i> , <i>p<sub>u</sub></i> und <i>v<sub>g</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>d<sub>a</sub></i> <i>j</i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	2	<i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	1	3			
<i>Str</i> und <i>d<sub>a</sub></i> , <i>v<sub>g</sub></i> und <i>c<sub>v</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>d<sub>a</sub></i> <i>j</i>	<i>s<sub>p</sub></i>	1	<i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	0	1			
<i>Str</i> und <i>d<sub>a</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>d<sub>a</sub></i> <i>j</i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	5	<i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	8	13			
<i>d<sub>a</sub></i> und <i>b<sub>l</sub></i> , <i>j</i> und <i>p<sub>u</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>j</i> <i>p<sub>u</sub></i> <i>v<sub>g</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	1	<i>d<sub>a</sub></i> <i>b<sub>l</sub></i>		<i>c<sub>v</sub></i>		<i>b<sub>a</sub></i>	0	1			
<i>d<sub>a</sub></i> und <i>b<sub>l</sub></i> , <i>p<sub>u</sub></i> und <i>v<sub>g</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>j</i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	5	<i>d<sub>a</sub></i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	5	10			
<i>d<sub>a</sub></i> und <i>b<sub>l</sub></i> , <i>v<sub>g</sub></i> und <i>c<sub>v</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>j</i>		<i>s<sub>p</sub></i>	5	<i>d<sub>a</sub></i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	ba 1	6			
<i>d<sub>a</sub></i> und <i>b<sub>l</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	5	<i>d<sub>a</sub></i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	8	13			
<i>j</i> und <i>p<sub>u</sub></i> , <i>p<sub>u</sub></i> und <i>v<sub>g</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	1	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i> <i>p<sub>u</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	1	2			
<i>j</i> und <i>p<sub>u</sub></i> , <i>v<sub>g</sub></i> und <i>c<sub>v</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i>		<i>s<sub>p</sub></i>	0	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i> <i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	ba 1	1			
<i>j</i> und <i>p<sub>u</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	7	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i> <i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	1	8			
<i>p<sub>u</sub></i> und <i>v<sub>g</sub></i> , <i>v<sub>g</sub></i> und <i>c<sub>v</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	0	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	ba 2	2			
<i>p<sub>u</sub></i> und <i>v<sub>g</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	3	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	3	6			
<i>v<sub>g</sub></i> und <i>c<sub>v</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>	.	.	.	<i>Str</i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	2	<i>d<sub>a</sub></i>	<i>j</i>		<i>b<sub>a</sub></i>	1	3			
Zwischen										Dreifache Cross-overs						
<i>Str</i> und <i>d<sub>a</sub></i> , <i>d<sub>a</sub></i> und <i>b<sub>l</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>				<i>Str</i> <i>d<sub>a</sub></i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>v<sub>g</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	1								
<i>Str</i> und <i>d<sub>a</sub></i> , <i>j</i> und <i>p<sub>u</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>									<i>b<sub>l</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	1	—			
<i>d<sub>a</sub></i> und <i>b<sub>l</sub></i> , <i>j</i> und <i>p<sub>u</sub></i> , <i>p<sub>u</sub></i> und <i>v<sub>g</sub></i>				<i>Str</i> <i>j</i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>b<sub>a</sub></i>	1								
<i>d<sub>a</sub></i> und <i>b<sub>l</sub></i> , <i>j</i> und <i>p<sub>u</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>									<i>d<sub>a</sub></i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	1	—			
<i>d<sub>a</sub></i> und <i>b<sub>l</sub></i> , <i>p<sub>u</sub></i> und <i>v<sub>g</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>									<i>d<sub>a</sub></i> <i>b<sub>l</sub></i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	1	—			
<i>j</i> und <i>p<sub>u</sub></i> , <i>p<sub>u</sub></i> und <i>v<sub>g</sub></i> , <i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i>									<i>d<sub>a</sub></i> <i>j</i>	<i>p<sub>u</sub></i>	<i>c<sub>v</sub></i>	<i>s<sub>p</sub></i>	1			

## Summe der einfachen, doppelten und dreifachen Crossing-overs.

Zwischen	Beob. Zahl	% der Cross-overs
<i>Str</i> und <i>da</i> . . . . .	45	9,7
<i>da</i> und <i>bl</i> . . . . .	77	16,7
<i>bl</i> und <i>j</i> . . . . .	1?	0,2?
<i>j</i> und <i>pu</i> . . . . .	25	5,4
<i>pu</i> und <i>v<sub>g</sub></i> . . . . .	59	12,8
<i>v<sub>g</sub></i> und <i>c<sub>v</sub></i> . . . . .	34	7,1
<i>c<sub>v</sub></i> und <i>s<sub>p</sub></i> . . . . .	150	32,5
<i>s<sub>p</sub></i> und <i>ba</i> . . . . .	0	0,0

overs der einen Gruppe zeigen keine Beziehungen zu denen der anderen Gruppe. Alle Faktoren einer jeden Gruppe hingegen sind mehr oder weniger stark miteinander verkoppelt. Erfolgt ein Crossing-over, so werden immer Gruppen von Faktoren ausgetauscht, niemals aber einzelne Faktoren. In Chromosom I erfolgte in 54,4% der Fälle kein Crossing-over, in 41,6% einfaches Crossing-over und in 4% doppeltes. Dreifaches Crossing-over kam bei dieser Kreuzung in Gruppe I nicht vor (einmal in einer späteren Kreuzung). In Chromosom II fand in nur 32,5% der Fälle kein Crossing-over statt, einfaches Crossing-over in 51,1%, doppeltes in 15,2% und dreifaches in 1,3%.

Der heutige Stand unseres Wissens über den Aufbau, die „Architektur“ der vier Chromosomen von *Drosophila ampelophila* ist aus Fig. 12 ersichtlich. Die vier Chromosomen sind hier schematisch dargestellt und alle Faktoren eingetragen, deren Lage sich bisher hat feststellen lassen. Chromosom I ist ungefähr 66 Einheiten lang. An dem einen Ende liegt der Faktor *yellow* bzw. sein Allelomorph *spot*, am anderen Ende der Faktor *lethal S*. Die Zahl 66 wurde erhalten durch Addition sämtlicher Austauschfrequenzen der kleinsten Teilstrecken der Faktorenkette. Auf ähnliche Weise wurde gefunden, daß Chromosom II wahrscheinlich über 100 Einheiten lang ist, sicher über 90. Chromosom III ist wahrscheinlich ebenso lang wie II, doch fehlen für diese Gruppe vorläufig noch eingehende Untersuchungen. Chromosom IV ist sehr klein. Erst zwei Faktoren sind für dieses Chromosom nachgewiesen, ein Faktorenaustausch scheint zu fehlen, so daß es bisher auch nicht möglich war, den Abstand der beiden Faktoren voneinander zu berechnen.

## VI. Erbfaktoren und Außenbedingungen, gegenseitige Beeinflussung der Erbfaktoren.

Die im vorhergehenden Kapitel besprochenen Untersuchungen über Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch werden zunächst einmal dadurch erschwert, daß manche der als Mutationen aufgetretenen Erbfaktoren die Lebensfähigkeit des Individuums herabsetzen. Besondere Methoden, um die

dadurch geschaffenen Fehlerquellen zu vermeiden, hat MULLER (75) ausgearbeitet. Eine weitere Erschwerung für die Untersuchungen bildet die weit-

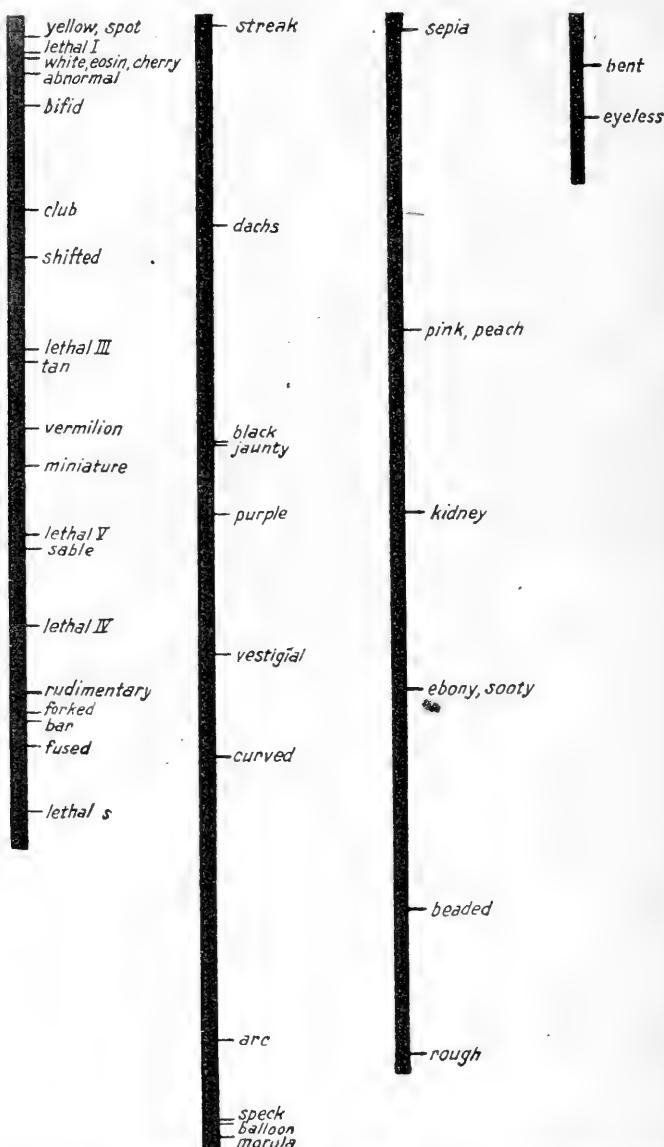


Fig. 12. Schematische Darstellung der Chromosomen von *Drosophila ampelophila* unter Angabe der Lage der bis jetzt genauer untersuchten Faktoren. (Nach MORGAN usw. 71.)

gehende Abhängigkeit der Wirkung mancher Faktoren von Einflüssen der Außenwelt und die gegenseitige Beeinflussung mancher Faktoren. Bei Beforschung der Mutation *abnormal* wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Merkmale des Mutanten nur dann in Erscheinung treten, wenn die Nahrung, vermittels der die Fliegen aufgezogen werden, und überhaupt das ganze Medium, in dem die Tiere leben, einen gewissen Grad von Feuchtigkeit besitzt (MORGAN 64). Werden die Fliegen von Anfang an in möglichst trockenen Flaschen gezüchtet, so unterscheiden sich die jungen Individuen, selbst wenn sie hinsichtlich des Faktors *A* homozygot sind, äußerlich nicht von normalen wilden Fliegen. In feuchtem Medium hingegen vermag der Faktor wirksam zu werden, und zwar ist er dann sogar dominant über sein normales Allelomorph, so daß selbst die heterozygoten Weibchen als Mutanten erscheinen.

Eine weitere Mutation, die ebenfalls starke Abhängigkeit von äußeren Bedingungen zeigt, hat Miss HOGE (15) beschrieben. Für die Mutation sind Verdoppelungen an den Beinen charakteristisch, ein Merkmal, das im einzelnen sehr variabel ist; bald sind nur die Tarsalglieder oder einige von diesen verdoppelt, bald sind mehr oder weniger vollständige Extremitäten vorhanden. Je nach der Temperatur, in der die Tiere gezüchtet werden, ist die Zahl der Individuen mit normalen Beinen sehr verschieden. Bei niedrigerer Temperatur ist der Prozentsatz der anormalen Fliegen wesentlich größer als bei höherer Temperatur. Werden die Fliegen gleich nach der Kopulation in einen Eisschrank von ungefähr  $10^{\circ}$  C gebracht, so daß sich die ganze  $F_1$ -Generation vom Ei an in der Kälte entwickelt, so ist die gesamte Nachkommenschaft anormal, und zwar ist der Grad der Anormalität durchschnittlich weit höher als bei Fliegen, die sich in Zimmertemperatur entwickelt haben. Je später die Kälte auf die sich entwickelnden Fliegen einwirkt, desto geringer ist die Zahl der anormalen Individuen und der Grad der Anormalität, die Kälte hat nur einen Einfluß, wenn die frühen Entwicklungsstadien davon betroffen werden. Werden die Fliegen in extrem hoher Temperatur gezüchtet, so sieht die ganze Nachkommenschaft normal aus, selbst wenn sie den Verdoppelungsfaktor in homozygotem Zustande enthält. Wie bei der Mutation *abnormal* läßt sich auch hier das Mutationsmerkmal trotz Homozygotie des Erbfaktors Generationen hindurch latent erhalten.

Auch das Alter kann von Einfluß sein auf die Entfaltung eines Merkmals. Junge Fliegen mit dem Faktor *pink* sind leicht von solchen mit dem Faktor *purple* zu unterscheiden, bei älteren Fliegen sind kaum Unterschiede zwischen beiden Mutationen feststellbar. Umgekehrt verhalten sich Fliegen mit dem Faktor *black* und solche mit dem normalen Allelomorph (*gray*). Bei jungen *black*-Fliegen läßt sich kaum ein Unterschied gegenüber normalen wilden Fliegen konstatieren, erst allmählich entwickelt sich bei den ersten das schwarze Pigment.

Was die gegenseitige Beeinflussung einzelner Erbfaktoren anbetrifft, so wurden auch dafür bei Aufzählung der Mutationen bereits Beispiele genannt. So sind bei der Entfaltung des Merkmals *truncate* mehrere Faktoren im Spiel, ein Hauptfaktor und zwei Nebenfaktoren, die als Verstärker des Hauptfaktors dienen, jedoch in anderen Gruppen liegen als dieser, also keine Koppelung mit ihm aufweisen. Außerdem beeinflussen weitere Faktoren den Hauptfaktor, so die Faktoren *black* und *bar*. Eine gegenseitige Beeinflussung findet natürlich auch dann statt, wenn mehrere Faktoren anwesend sind, die das gleiche Merkmal erzeugen, z. B. die Augenfarbe, ohne Allelomorphen zu sein.

## VII. Die Ursache der Mutationen.

Die Versuche, durch besondere Experimente den Ursachen der verhältnismäßig zahlreichen Mutationen bei *Drosophila* auf die Spur zu kommen, sind leider bisher alle erfolglos geblieben. Da jede Fliege vor jeder Untersuchung mit Äther betäubt wird, kam MORGAN (56) auf den Gedanken, die Ätherbehandlung könne die Ursache der Mutation sein. Er unterwarf deshalb Fliegen einer besonderen Ätherbehandlung. Im Larvenstadium, im Puppenstadium oder als Imago oder in allen Stadien wurden die Tiere täglich ein- oder zweimal oder einmal jeden zweiten Tag mit Äther betäubt. Obwohl eine sehr große Zahl von Nachkommen solcher Fliegen untersucht wurde (über 30000), konnte keine Mutation festgestellt werden. Ist auch bei der absolut geringen Zahl von Mutanten dieses Ergebnis kein sicherer Beweis gegen die vermutete Wirkung der Ätherisierung, so ist doch die Wahrscheinlichkeit, daß der Äther als mutationserzeugendes Agens in Frage kommt, gering. Ähnlich verhält es sich mit Versuchen, durch Radiumbestrahlung Mutationen hervorzurufen. Eine der ersten von MORGAN beobachteten Mutationen trat in einer mit Radium behandelten Kultur auf. Alle weiteren Versuche aber, durch Radiumbestrahlung Mutanten zu gewinnen, schlugen fehl. Ebenso ergebnislos verliefen Experimente, in denen die Wirkung von Salzen, Zucker, Säuren, Alkalien usw. geprüft wurde. Auch Bastardierung scheint nicht als mutationsauslösender Faktor zu wirken (METZ 32). LOEB und BANCROFT (23), die ebenfalls mit hohen Temperaturen, mit Radium und Röntgenstrahlen experimentierten, erhielten zwar in Radiumkulturen einige Mutanten, doch ist es zum mindesten sehr zweifelhaft, ob das Auftreten dieser Mutanten auf die Radiumbehandlung zurückzuführen ist. MORGAN vermutet, daß LOEB und BANCROFT keine reinen Rassen zu ihren Experimenten benutzt haben. Ein ähnlicher Einwand läßt sich gegen die Experimente GUYÉNOTS erheben, der bei Behandlung der Tiere mit ultraviolettem Licht das Auftreten einer Mutation beobachtet haben will.

Soviel ist jedenfalls sicher, daß die Mutationen ganz richtungslos auftreten. Die neuen Merkmale können zweckmäßig sein für den Organismus

n vielen Fällen aber sind sie sicher für ihn nachteilig. Viele der von MORGAN und seinen Mitarbeitern beobachteten und oft mühselig gezüchteten Mutationen wären in der freien Natur längst wieder verschwunden. Weitauß die meisten Mutationen sind Verlustmutationen, d. h. sie sind rezessiv gegenüber der Stammform. Überdies ist bei vielen die Lebensfähigkeit im Vergleich zur Stammform herabgesetzt, was so weit gehen kann, daß bei Homozygotie gewisser Faktoren die Form überhaupt nicht lebensfähig ist (letale Faktoren). Einzelne Faktoren treten augenscheinlich besonders leicht auf. So trat die Mutation *vermilion*, eine der ersten, die MORGAN beobachtete, in späteren reinrassigen Mutationskulturen wiederholt auf, in einer *sepia*-Rasse und in einer *purple*-Rasse z. B. (MORGAN und PLOUGH 70).

### VIII. Experimente mit anderen *Drosophila*-Arten.

Die bisher besprochenen Ergebnisse wurden alle erzielt auf Grund von Experimenten mit *Drosophila ampelophila*. In der letzten Zeit haben MORGAN und seine Mitarbeiter indessen auch andere *Drosophila*-Arten zu ihren Untersuchungen herangezogen. Diese Experimente sind insofern von besonderer Wichtigkeit, als die neu verwendeten Arten einen anderen Chromosomenbestand aufweisen als *Drosophila ampelophila*. Wie schon im ersten Kapitel mitgeteilt wurde, fand METZ (28, 30) bei 29 Drosophiliden 12 verschiedene Typen von Chromosomengarnituren. Die Chromosomenzahl wechselt zwischen drei und sechs Paaren. Mit der Zahl der Chromosomenpaare muß aber auch, wenn die MORGANSche Vererbungstheorie der Chromosomen richtig ist, die Zahl der Gruppen gekoppelter Erbfaktoren wechseln. Eine *Drosophila*-Art mit nur drei Chromosomenpaaren muß eine Erbfaktorenguppe weniger besitzen als *Drosophila ampelophila*, während bei einer Form mit sechs Chromosomenpaaren die Erbfaktoren auf sechs Gruppen verteilt sein müssen.

Mit einer Art, die sechs Chromosomenpaare aufweist, „Spezies B“, hat METZ (31, 32) neuerdings Versuche begonnen. Zwei von diesen sechs Chromosomenpaaren stimmen mit zwei Paaren von *Drosophila ampelophila* überein, mit den Geschlechtschromosomen (Chromosom I) und den kleinen kugeligen Autosomen (Chromosom IV). Die anderen vier Paare entsprechen zwei Paaren von *ampelophila*, den beiden großen, hantelförmigen Autosomenpaaren (Chromosom II und III); jedes Chromosom von „B“ ist halb so groß wie eines von *ampelophila*. Die Untersuchungen sind noch nicht weit genug fortgeschritten, als daß sich über die Zahl der Erbfaktorenguppen bei *Drosophila* „B“ schon etwas aussagen ließe. Bisher konnte METZ die Existenz von drei Gruppen nachweisen, von denen eine (mit bis jetzt vier Faktoren) geschlechtsgebunden ist. Augenscheinlich verhalten sich die beiden Arten *ampelophila* und „B“ ähnlich hinsichtlich des Auftretens von Mutationen; es konnte eine Korrespondenz zwischen bestimmten Mutationsmerkmalen bei beiden Spezies festgestellt werden.

HYDE (20) und STURTEVANT (87) haben mit *Drosophila repleta* zu experimentieren begonnen. *Drosophila repleta* besitzt ebenfalls sechs Chromosomenpaare, doch lassen sich bei dieser Spezies zwei Varietäten unterscheiden; während bei der einen die beiden Geschlechtschromosomen hantelförmig sind und in beiden Geschlechtern keine morphologischen Differenzen erkennen lassen, ist bei der anderen Varietät im männlichen Geschlecht das eine Geschlechtschromosom hantelförmig, das andere stabförmig. Wäre bei beiden Varietäten das zweite Geschlechtschromosom beim Männchen, das Y-Element, wie bei *ampelophila* funktionslos, so wäre der morphologische Unterschied bedeutungslos. Das ist indessen offenbar nicht der Fall, denn die beiden Varietäten von *Drosophila repleta*, die sich äußerlich nicht unterscheiden, sind physiologisch so verschieden, daß sie sich nicht kreuzen lassen, es müßte denn sein, daß die physiologische Verschiedenheit der beiden Varietäten nicht auf die Differenz der beiden Y-Elemente zurückzuführen ist, sondern in morphologisch nicht zum Ausdruck kommenden Differenzen ihre Ursache hat. Jedenfalls kann man auch den Resultaten dieser neuen Experimente mit Interesse entgegensehen.

### Literaturverzeichnis.

Die mit \* bezeichneten Arbeiten waren dem Referenten nicht zugänglich. Da seit der Kriegserklärung Amerikas die amerikanischen Zeitschriften fehlen, konnten die seit Anfang 1917 erschienenen Arbeiten nicht mehr berücksichtigt werden.

1. BRIDGES, C. B., 1913, Non-disjunction of the sex chromosomes of *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 15.
2. — 1914, Direct proof through non-disjunction that the sex-linked genes of *Drosophila* are borne by the X-chromosome. Science, N. S. Vol. 40.
3. — 1915, A linkage variation in *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 19.
- \*4. — 1916, Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Journ. Genetics, Vol. 6.
5. BRIDGES, C. B. a. STURTEVANT, A. H., 1914, A new gene in the second chromosome of *Drosophila* and some considerations on differential viability. Biol. Bull., Vol. 26.
6. CASTLE, W. E., CARPENTER, F. W., CLARK, A. H., MAST, S. O. a. BARROWS, W. M., 1906, The effects of inbreeding, cross-breeding, and selection upon the fertility and variability of *Drosophila*. Proc. Amer. Acad. Arts Sciences, Vol. 41.
7. CHAMBERS, R. JR., 1914, Linkage of the factor for bifid wing. The bifid wing and other sex-linked factors in *Drosophila*. Biol. Bull., Vol. 27.
8. DELCOURT, A., 1909, Sur l'apparition brusque et l'hérédité d'une variation chez *Drosophila confusa*. Comptes rend. Soc. Biol. Paris, T. 66.
- \*9. — et GUYÉNOT, E., 1911, Génétique et milieu. Nécessité de la détermination des conditions. Sa possibilité. — Technique. Bull. scient. France Belgique, T. 45.
10. — — 1913, Variation et milieu. Lignées de Drosophiles en milieu stérile et défini. IV. Confér. intern. génétique, Paris 1911.

11. DEXTER, J. S., 1912, On coupling of certain sex-linked characters in *Drosophila*. Biol. Bull., Vol. 23.
12. — 1914, The analysis of a case of continuous variation in *Drosophila* by a study of its linkage relations. Am. Naturalist, Vol. 48.
13. DUNCAN, F. N., 1915, A note on the gonads of gynandromorphs of *Drosophila ampelophila*. Am. Naturalist, Vol. 49.
14. — 1915, An attempt to produce mutations through hybridization. Am. Naturalist, Vol. 49.
15. HOGE, M. A., 1915, The influence of temperature on the development of a Mendelian character. Journ. exper. Zool., Vol. 18.
16. — 1915, Another gene in the fourth chromosome of *Drosophila*. Am. Naturalist, Vol. 49.
- \*17. HOLMES, C. D., 1910, The effect of starvation for five successive generations on the sex-ratio in *Drosophila ampelophila*. Indiana Univers. Stud., No. 2.
- \*18. HYDE, R. R., 1914, Inheritance of the length of life in *Drosophila ampelophila*. Proc. Indiana Acad. Sciences 1913.
19. — 1914, Fertility and sterility in *Drosophila ampelophila*. I. Sterility in *Drosophila* with especial reference to a defect in the female and its behavior in heredity. — II. Fertility in *Drosophila* and its behavior in heredity. — III. Effects of crossing on fertility in *Drosophila*. — IV. Effects on fertility of crossing within and without an inconstant stock of *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 17.
20. — 1915, The origin of a new eye-color in *Drosophila repleta* and its behavior in heredity. Am. Naturalist, Vol. 49.
21. — 1915, A wing mutation in a new species of *Drosophila*. Am. Naturalist, Vol. 49.
22. LIFF, J., 1915, Data on a peculiar Mendelian ratio in *Drosophila ampelophila*. Am. Naturalist, Vol. 49.
23. LOEB, J. a. BANCROFT, F. W., 1911, Some experiments on the production of mutants in *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 33.
24. LUTZ, F. E., 1911, Experiments with *Drosophila ampelophila* concerning evolution. Carnegie Inst. Washington, Public. No. 143.
25. — 1913, Experiments concerning the sexual difference in the wing length of *Drosophila ampelophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 14.
26. MACDOWELL, E. C., 1915, Bristle inheritance in *Drosophila*. I. Extra bristles. Journ. exper. Zool., Vol. 19.
27. METZ, C. W., 1914, An apterous *Drosophila* and its genetic behavior. Am. Naturalist, Vol. 48.
28. — 1914, Chromosome studies in the Diptera. I. A preliminary survey of five different types of chromosome groups in the genus *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 17.
29. — 1916, Chromosome studies on the Diptera. II. The paired association of chromosomes in the Diptera, and its significance. Journ. exper. Zool., Vol. 21.
30. — 1916, Chromosome studies on the Diptera. III. Additional types of chromosome groups in the Drosophilidae. Am. Naturalist, Vol. 50.
31. — 1916, Linked Mendelian characters in a new species of *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 44.

32. METZ, C. W. a. METZ, B. S., 1915, Mutations in two species of *Drosophila*. Am. Naturalist, Vol. 49.
33. MOENKHAUS, W. J., 1911, The effects of inbreeding and selection on the fertility, vigor and sex ratio of *Drosophila ampelophila*. Journ. Morph., Vol. 22.
34. MORGAN, T. H., 1910, Hybridization in a mutating period in *Drosophila*. Proc. Soc. exper. Biol. Med., Vol. 7.
35. — 1910, Sex limited inheritance in *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 32.
36. — 1910, The method of inheritance of two sex-limited characters in the same animal. Proc. Soc. exper. Biol. Med., Vol. 8.
37. — 1911, An alteration of the sex-ratio induced by hybridization. Proc. Soc. exper. Biol. Med., Vol. 8.
38. — 1911, The application of the conception of pure lines to sex-limited inheritance and to sexual dimorphism. Am. Naturalist, Vol. 45.
39. — 1911, An attempt to analyze the constitution of the chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 11.
40. — 1911, The origin of nine wing mutations in *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 33.
41. — 1911, The origin of five mutations in eye color in *Drosophila* and their modes of inheritance. Science, N. S. Vol. 33.
42. — 1911, Random segregation versus coupling in Mendelian inheritance. Science, N. S. Vol. 34.
43. — 1911, Chromosomes and associative inheritance. Science, N. S. Vol. 34.
- \*44. — 1912, A dominant sex-limited character. Proc. Soc. exper. Biol. Med., Vol. 9.
- \*45. — 1912, The masking of a Mendelian result by the influence of the environment. Proc. Soc. exper. Biol. Med., Vol. 9.
46. — 1912, Heredity of body color in *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 13.
47. — 1912, Eight factors that show sex-linked inheritance in *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 35.
48. — 1912, Further experiments with mutations in eye-color of *Drosophila*: the loss of the orange factor. Journ. Acad. Nat. Sciences Philadelphia, II. Ser., Vol. 15.
49. — 1912, A modification of the sex ratio, and of other ratios, in *Drosophila* through linkage. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgl., Bd. 7.
50. — 1912, The explanation of a new sex ratio in *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 36.
51. — 1912, Complete linkage in the second chromosome of the male of *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 36.
52. — 1913, Factors and unit characters in Mendelian heredity. Am. Naturalist, Vol. 47.
53. — 1913, Heredity and sex. New York.
54. — 1914, The mechanism of heredity as indicated by the inheritance of linked characters. Pop. Science monthly, Vol. 84.
55. — 1914, Mosaics and gynandromorphs in *Drosophila*. Proc. Soc. exper. Biol. Med., Vol. 11.
56. — 1914, The failure of ether to produce mutations in *Drosophila*. Am. Naturalist, Vol. 48.
57. — 1914, Two sex-linked lethal factors in *Drosophila* and their influence on the sex-ratio. Journ. exper. Zool., Vol. 17.
58. — 1914, A third sex-linked lethal factor in *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 17.
59. — 1914, No crossing over in the male of *Drosophila* of genes in the second and third pairs of chromosomes. Biol. Bull., Vol. 26.

60. MORGAN, T. H., 1914, Another case of multiple allelomorphs in *Drosophila*. Biol. Bull., Vol. 26.
61. — 1915, The constitution of the hereditary material. Proc. Amer. Philos. Soc. Vol. 54.
62. — 1915, Localization of the hereditary material in the germ cells. Proc. Nat. Acad. Sciences, Vol. 1.
63. — 1915, The infertility of rudimentary winged females of *Drosophila ampelophila*. Am. Naturalist, Vol. 49.
64. — 1915, The rôle of the environment in the realization of a sex-linked Mendelian character in *Drosophila*. Am. Naturalist, Vol. 49.
65. — a. BRIDGES, C. B., 1913, Dilution effects and bicolorism in certain eye colors of *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 15.
- \*66. — — 1916, Sex-linked inheritance in *Drosophila*. Carnegie Inst. Washington, Public. No. 237.
67. — a. CATTELL, E., 1912, Data for the study of sex-linked inheritance in *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 13.
68. — — 1913, Additional data for the study of sex-linked inheritance in *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 14.
69. — a. LYNCH, CLARA J., 1912, The linkage of two factors in *Drosophila* that are not sex-linked. Biol. Bull., Vol. 23.
70. —, a. PLOUGH, H., 1915, The appearance of known mutations in other mutant stocks. Am. Naturalist, Vol. 49.
71. —, STURTEVANT, A. H., MULLER, H. J. a. BRIDGES, C. B., 1915, The mechanism of Mendelian heredity. New York.
72. — a. TICE, S. C., 1914, The influence of the environment on the size of expected classes. Biol. Bull., Vol. 26.
73. MULLER, H. J., 1914, A factor for the fourth chromosome of *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 39.
74. — 1914, A gene for the fourth chromosome of *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 17.
75. — 1916, The mechanism of crossing-over. Am. Naturalist, Vol. 50.
76. PAYNE, F., 1911, *Drosophila ampelophila* Loew bred in the dark for sixty-nine, generations. Biol. Bull., Vol. 21.
77. QUACKENBUSH, L. S., 1910, Unisexual broods of *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 32.
78. RAWLS, ELIZABETH, 1913, Sex ratios in *Drosophila ampelophila*. Biol. Bull., Vol. 24.
79. SAFIR, S. R., 1913, A new eye color mutation in *Drosophila* and its mode of inheritance. Biol. Bull., Vol. 25.
80. STARK, MARY B., 1915, The occurrence of lethal factors in inbred and wild stocks of *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 19.
- \*81. STEVENS, NETTY M., 1907, The chromosomes of *Drosophila ampelophila*. Proc. VII. Internat. Zool. Congr., Boston.
82. — 1908, A study of the germ cells of certain Diptera, with reference to the hetero-chromosomes and the phenomena of synapsis. Journ. exper. Zool., Vol. 5.
83. STURTEVANT, A. H., 1913, The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. Journ. exper. Zool., Vol. 14.
84. — 1913, A third group of linked genes in *Drosophila ampelophila*. Science, N. S. Vol. 37.

85. STURTEVANT, A. H., 1914, The reduplication hypothesis as applied to *Drosophila*. Am. Naturalist, Vol. 48.
86. — 1915, The behavior of the chromosomes as studied through linkage. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgschl., Bd. 13.
87. — 1915, A sex-linked character in *Drosophila repleta*. Am. Naturalist, Vol. 49.
88. TICE, S. C., 1914, A new sex-linked character in *Drosophila*. Biol. Bull., Vol. 26.
- \*89. WENTWORTH, E. N., 1913, The segregation of fecundity factors in *Drosophila*. Journ. Genetics, Vol. 3.
90. WHITING, P. W., 1913, Viability and coupling in *Drosophila*. Am. Naturalist, Vol. 47.
91. ZELENY, C. a. MATTOON, E. W., 1915, The effect of selection upon the „bar eye“ mutant of *Drosophila*. Journ. exper. Zool., Vol. 19.

## Referate.

**Rüdin, Prof. Dr. Ernst.** Studien über Vererbung und Entstehung geistiger Störungen. I. Zur Vererbung und Neuentstehung der Dementia praecox. Monographien aus dem Gesamtgebiete der Neurologie und Psychiatrie, herausgegeben von M. Lewandowsky-Berlin und K. Willmanns-Heidelberg, Heft 12. Berlin, Verlag von Julius Springer, 1916 [VI + 172 S.]. 9,— M.

Die Arbeit ragt weit über den Durchschnitt dessen heraus, was sonst von Ärzten über Vererbungsfragen geschrieben wird. Denn der Verf. benutzt mit großer Sorgfalt, mit schärfster Selbstkritik und mit glücklicher Hand die ausgezeichneten statistischen Methoden, die Wilhelm Weinberg ausgearbeitet hat, besonders die sogenannte Probanden-Methode. Das der Arbeit zu grunde liegende Material ist nicht in der üblichen dilettantischen Weise nach interessanten Familien mit gehäuerter Belastung ausgesucht, sondern allein nach der Sicherheit der Dementia praecox-Diagnose.

Die Arbeit führt zu einer Reihe sehr bemerkenswerter Ergebnisse. Vor allem zeigt sich, daß die Dementia praecox offenbar kein einfach-mendelndes Merkmal ist. Die Geschwisterschaften, die von Dementia praecox-freien Eltern abstammen, zeigen einen sehr viel geringeren Dementia praecox-Prozentsatz, als man bei Monohybridismus erwarten müßte, nämlich nur etwa 4,48%. Die Verhältnisse sind hier also ohne Zweifel komplizierter. Es liegt sonach ein ähnliches Ergebnis vor, wie es schon Weinberg durch Bearbeitung von Literaturmaterial bei Epilepsie, Dementia praecox und Zwergwuchs (Achondroplasie) gefunden hat. Immerhin könnte man, da der erhaltene Dementia praecox-Prozentsatz ziemlich nahe an  $\frac{1}{16}$  liegt, daran denken, daß hier das nächst einfache Mendelsche Verhältnis, nämlich der Dihybridismus, in Frage käme.

Bei denjenigen Geschwisterschaften, die von einem Dementia praecox-kranken und einem Dementia praecox-freien Elter abstammen, tritt die Dementia praecox häufiger auf als bei den Kindern, deren Eltern beide Dementia praecox-frei sind, nämlich bei 6,18%. Ebenso treten andere Psychosen in Geschwisterschaften mit einem Dementia praecox-kranken Elter häufiger auf als bei den Kindern Dementia praecox-freier Eltern ( $10,30\% : 4,12\%$ ). Auch in denjenigen Geschwisterschaften, die zwar von Dementia praecox-freien und auch sonst geistesgesunden Eltern abstammen, aber durch ein anderes Glied der Verwandtschaft (Onkel, Tante usw.) mit Dementia praecox belastet sind, wird die Dementia praecox häufiger angetroffen, nämlich bei 8,07%.

Die Häufigkeit, mit der die Dementia praecox in einer Geschwisterschaft auftritt, ist aber nicht nur abhängig von der Häufigkeit, mit der die Eltern am Dementia praecox erkrankt sind, sondern auch von der Häufigkeit, mit der andere Geisteskrankheiten, die sich von der Dementia praecox

unterscheiden, bei den Eltern auftreten. Denn die Dementia praecox wird in den Geschwisterschaften nicht nur dann häufiger gefunden, wenn ein Elter an Dementia praecox erkrankt ist, sondern auch dann, wenn ein Elter an irgend einer andern Psychose leidet; Verf. berechnet für den letzteren Fall eine Häufigkeit von 8,21%. Demnach scheint das Vorhandensein anderer Psychosearten (besonders des manisch-depressiven Irreseins) bei den Eltern und Geschwistern Dementia praecox-Kranker nicht etwa eine neben-sächliche Begleiterscheinung bei dem Auftreten der Dementia praecox zu sein, sondern mit dem Wesen dieser Krankheit in irgendeiner Weise innig zusammenzuhängen. Und da die bei den Eltern und Geschwistern gefundenen Psychosen zum Teil sehr verschieden sind, so liegt die Annahme nahe, daß die Geistesstörung des Elters und die Dementia pfaecox der zugehörigen Kinder Produkte komplizierter Spaltungsvorgänge sind, zu denen wir ja Analoga auf normal-morphologischem Gebiete im Tier- und Pflanzenreich die Menge haben (Farbeneffekte usw.).

Die Stiefgeschwister Dementia praecox-Kranker zeigen eine viel geringere Erkrankungshäufigkeit als die rechten Geschwister, nämlich nur 0,56%. Das spricht dafür, daß zum Zustandekommen der Dementia praecox ein Zusammentreffen krankhafter Erbanlagen von beiden Elternteilen erforderlich ist. Verf. glaubt deshalb, den Erbgang der Dementia praecox als „allgemein gesprochen“ rezessiv bezeichnen zu müssen; an anderer Stelle spricht er sogar von „latent oder rezessiv“. Eine solche Ausdehnung des Begriffes „rezessiv“, in den hier auch die Hypostase mit eingeschlossen erscheint, dürfte aber kaum zweckmäßig sein, da eine solche abweichende Begriffsbestimmung zu Mißverständnissen führen muß.

Die Stellung in der Geburtenreihe hat keinen deutlichen Einfluß auf die Häufigkeit der Dementia praecox. Die so oft behauptete stärkere Morbidität der Erstgeborenen erklärt sich durch eine fehlerhafte statistische Methode.

Das Geschlechtsverhältnis unter den Geschwistern der Dementia praecox-Kranken weicht nicht nennenswert von der Norm ab. Der Befund des Geschlechtsverhältnisses liefert also keinen Anhaltspunkt für die Annahme, daß irgendwelche allgemein degenerativen Momente bei den Eltern der Dementia praecox-Kranken wirksam sind.

Die häufig behauptete Anteposition (früherer Ausbruch der Krankheit bei den Kindern als bei den Eltern) zeigt auch das vorliegende Material. Der Hauptteil der Differenz röhrt aber von dem einfachen, in der Literatur leider noch fast gar nicht berücksichtigten Umstände her, daß die in früherem Alter an Dementia praecox erkrankenden Individuen überhaupt nicht Eltern werden. So zeigt auch die vorliegende Arbeit, daß das sogenannte „Gesetz der Antizipation“, das viele phantastische Ansichten über „Degeneration“ genährt hat, zum größten Teil nichts weiter ist als ein statistisches Artefakt.

Siemens.

**Pribram, Dr. Hugo.** Über die Vererbung der diabetischen Konstitution. Zentralblatt für innere Medizin, 36. Jahrg., Nr. 21, 1915.

Verf. teilt in aller Kürze einen Stammbaum mit, in dem Diabetes gehäuft vorkommt. Erkrankt sind mehrere Kinder, die Mutter, deren Bruder und vielleicht auch der mütterliche Großvater; der Vater und der väterliche Großvater litten an Gicht. Der Diabetes trat im allgemeinen in den vierziger Jahren auf. Alle näheren Angaben über Art, Schwere und Verlauf der einzelnen Erkrankungen fehlen.

Siemens.

**Wegelin, Prof. Carl. Über eine erbliche Mißbildung des kleinen Fingers.**  
Berliner klinische Wochenschrift, 54. Jahrg., Nr. 12, 1917.

Verf. gibt die drei Generationen umfassende Deszendenztafel einer Familie, in der er eine erbliche Mißbildung des kleinen Fingers angetroffen hat. Es handelt sich um eine Abbiegung der Endphalanx nach der radialen Seite hin. Diese Anomalie kommt dadurch zustande, daß die Mittelphalanx verkürzt ist, und ihr distales Ende eine radial geneigte Gelenkfläche darbietet; ein Röntgenbild ist beigegeben. Die Mißbildung tritt stets beiderseitig und fast immer völlig symmetrisch auf; der Grad ihrer Ausbildung ist bei den einzelnen befallenen Personen verschieden. Die kleinen Zehen sind stets normal.

Der Stammbaum ist ein eindrucksvolles Beispiel für die Vererbung eines dominanten Merkmals. Die Polemik, die Verf. gegen die alterierende Mendelsche Vererbung richtet, weil in der dritten Generation in den entsprechenden Geschwisterschaften 14 behaftete und nur zwei normale Individuen vorhanden sind, ist hinfällig, weil das Mendelsche Gesetz nur über die Wahrscheinlichkeit der Behaftung, die bei so kleinen Zahlen sehr schwanken kann, etwas aussagt, und weil gewiß auch im vorliegenden Falle die vielbesprochene „Selektion der Technik“ eine Rolle spielt.

Siemens.

**Frets, G. P. Mendelistische splitsingsverschynselen by de erfelykheid van den hoofdvorm.** Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam, Deel 26, 1917, p. 367—380.

Verf. hat die Erblichkeitsverhältnisse der Kopfform beim Menschen studiert mit dem Zweck die Frage zu lösen, ob für dieses Merkmal mendelnde Faktoren nachgewiesen werden können. Bekanntlich wird die Kopfform ausgedrückt als

Schädelindex d. h. als das Verhältnis  $\frac{100 \times \text{Breite}}{\text{Länge}}$  und werden je nach der

Größe des Index zwei Typen unterschieden, der brachycephale oder kurzrunde auch wohl viereckige genannt und der dolichocephale oder langovale. Weil der Index von zwei Merkmalen abhängig ist, sind zwei Fälle möglich; erstens daß diese Merkmale sich unabhängig voneinander vererben und zweitens, daß dieselben sich wie ein einziges verhalten. Welcher von beiden Fällen vorkommt, wird in dieser Mitteilung nicht näher angegeben, hier wird nur das Verhalten des Index besprochen. Vom Verf. wurden drei Serien von Messungen getan; erstens bei Brüdern und Schwestern, zweitens bei Eltern und Kindern und drittens bei Großeltern, Eltern und Kindern. Die Vergleichung einer gleich großen Anzahl von Brüdern und Schwestern, aus jeder Familie gleich viel, ergab, daß der Schädelindex bei Männern im allgemeinen etwas niedriger ist als bei Frauen. Bei den Messungen von zwei und drei Generationen kam es nicht vor, daß alle Kinder von Eltern mit ungefähr gleich großem Index Indices von etwa derselben Größe besaßen. Die Indices zeigten immer größere Unterschiede und es traten bei den Kindern sogar Indices auf, welche bedeutend höher oder niedriger waren als die der Eltern. Verf. schließt hieraus, daß keine homozygotischen Elternpaare beim Untersuchungsmaterial vorhanden waren, und daß der Unterschied zwischen dem brachycephalen und den dolichocephalen Schädel von einigen in derselben Richtung wirkenden mendelnden Faktoren bedingt wird. Nach Verf. geht aus den Zahlen nicht hervor, daß Brachycephalie über Dolichocephalie dominiert, wie in der Literatur angegeben wird, sondern daß jeder Faktor eine intermediäre Hybride gibt. Tine Tammes, Groningen.

**Hagedoorn, A. L. en A. C. Rattensoorten.** Teysmannia, 28e Jaargang, p. 1—23, 1917.

Verff. beginnen die Arbeit mit einem Angriff gegen die konventionelle Museumsystematik und die Artumschreibung, welche von systematischen Zoologen und Botanikern vielfach gegeben, oder mehrmals gerade nicht gegeben aber als selbstverständlich akzeptiert wird. Museumarbeit kann den Begriff „Spezies“ nicht begründen; dazu ist ihr Material zu stark beschränkt und zu willkürlich der Natur entnommen. Auf der anderen Seite kann der Artbegriff, wie er neuerdings von einigen Botanikern verfochten wird: „eine Gruppe von Pflanzen oder Tieren, welche desselben Genotypus sind, also dieselben genetischen vererbten Faktoren besitzen“ den Verff.n nicht als angebracht erscheinen. Ebensowenig die noch stärkere Beschränkung des Begriffs „Spezies“, wie sie Lotsy vorgeschlagen hat: „Spezies sind diejenigen Gruppen von Individuen, welche eines unter sich gleichen Genotypus sind und für diesen Genotypus rein sind“. Diese Weise der Artfassung soll vielleicht theoretisch begründet sein, in der Praxis lässt sie sich nicht durchführen. Selektionsmöglichkeit beruht auf genotypischer Variabilität und diese „echte Variabilität“ ist im Wesen dasselbe wie „Unreinheit“.

Die Evolution ist von zwei verschiedenen Prozessen bedingt: Variabilität verursachende und Variabilität beschränkende Prozesse. Als artbestimmenden Faktor führen die Verff. die „totale potentielle Variabilität“ ein, die Gesamtheit derjenigen Genen, für welche nicht alle Individuen einer Gruppe in derselben Weise veranlagt seien. Diese totale potentielle Variabilität lässt sich, ideal gesprochen, zahlgemäß bestimmen und ist in den reinen Linien, für welche Lotsy den Namen „Art“ reservieren will, gleich null. Als „Art“ geben Verff. folgende Definition: „Eine Spezies ist eine Gruppe von Individuen, welche genotypisch derart zusammengesetzt ist, und welche in solchen Umständen lebt, welche wir als sich gleich bleibend voraussetzen dürfen, daß ihre potentielle Variabilität einer automatischen Erniedrigung unterworfen ist.“

Dieser neue Artbegriff wird von den Verff. beleuchtet mit Beobachtungen über die Lebensweise und die sexuellen Vermischungen der auf Java lebenden Ratten, sowie mit von den Verff. angestellten Bastardierungsversuchen. Das Versuchsmaterial entstammte den systematischen Arten: *Mus rattus*, *Mus demumanus*, *Mus alexandrinus*, *Mus tectorum*, *Mus norvegicus* und *Mus concolor*. Als Schlussfolgerung einer weiteren Bedeutung darf folgendes gelten: „Bastardierung ist, von einigen seltenen Fällen der Verlustmutation abgesehen, tatsächlich die einzige Ursache der Variabilität; Evolution ist ein komplexer Prozeß, der als erste Ursache auf Variabilität und also auf Bastardierung beruht, und die Arten entstehen durch diejenigen Lebensumstände, welche die potentielle Variabilität einer Gruppe von Individuen erniedrigen.“

M. J. Sirks, Wageningen.

**Trübenbach, P. Plymouths in Wort und Bild.** Verlag der „Geflügelwelt“, Chemnitz, 1913, 96 S., 50 Abb. im Text.

**Trübenbach, P. Weiße Wyandottes, ihre Zucht und Pflege.** Ebenda, 1915, 100 S., 2 Taf., 107 Abb. im Text.

Wenn auch bei uns in Deutschland eine engere Fühlung zwischen der experimentellen Vererbungslehre und der Geflügelzucht hergestellt werden soll, so erwächst dem Erblichkeitsforscher nicht bloß die Aufgabe, die Ergebnisse seiner Wissenschaft in die Kreise der Züchter hineinzutragen,

sondern er hat sich vor allem auch selber mit den Zielen und Methoden, mit den Gedankengängen und Erfahrungssätzen der Praktiker bekannt zu machen. Es dürfte daher für die Leser dieser Zeitschrift von Interesse sein, die von kritischem und fortschrittlichem Geiste getragenen Schriften eines unserer angesehensten Geflügelzüchter, des Herausgebers der „Geflügelwelt“ Dr. P. Trübenbach in Chemnitz, kennen zu lernen.

In seiner Arbeit über die Plymouths (Plymouth Rocks) geht der Verf. von der Anschauung aus, daß in der Geflügelzucht, wie in der Tierzucht überhaupt, der Sinn für Schönheit und Nutzen eng verbunden und also die Verbesserung der „äußeren“ (morphologischen) und „inneren“ (physiologischen) Eigenschaften in gleicher Weise gepflegt werden müsse. In vorbildlicher Weise sind von den Amerikanern diese bei uns zuerst in der

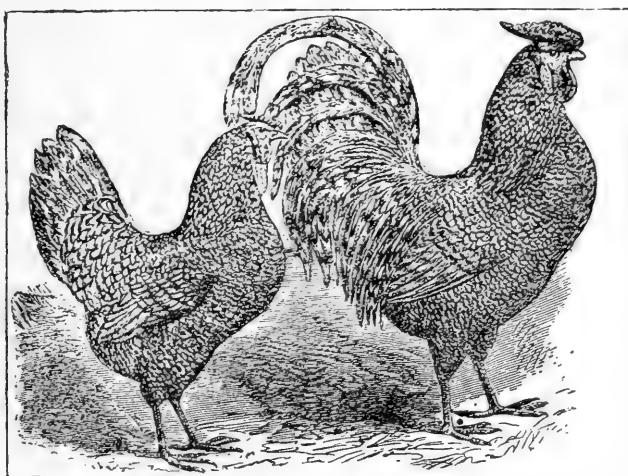


Fig. 1.

Großtierzucht eingebürgerten Grundsätze auch auf das Gebiet der Kleintierzucht übertragen worden, und so sind Rassen entstanden, wie die berühmte, auch in der wissenschaftlichen Vererbungslehre<sup>1)</sup> wohlbekannte amerikanische Rasse der Plymouths, insbesondere des gesperberten oder, wie unsere deutschen Züchter jetzt gewöhnlich sagen, des gestreiften Farbenschlags. Den Ausgangspunkt für ihre Züchtung haben die Dominikaner (Fig. 1) gebildet, die älteste amerikanische Rasse, eine große Landhuhnform von unbekannter Herkunft, mit gestreckter und doch voller Figur, mit fein gerperltem, schmalem Rosenkamm und gesperbertem Gefieder bei blaugrauer Grundfarbe. Ferner war das Blut schwarzer Javahühner, schwarzer Cochins, heller Brahmams und vielleicht auch grauer Dorkings beteiligt. Der Ursprung der Plymouths reicht in die Mitte der 60er Jahre zurück, aber erst auf langem, mühsamem Weg ist die heutige Qualität erzielt worden, und „noch

<sup>1)</sup> Vergl. die Arbeiten von Spillman, Goodale, Pearl und Surface, Holdefleiß.

sind wir nicht am Ziel unserer Wünsche“. „Wie häufig waren früher ganz helle Hälse, oft rot durchsetzt, oder gar Federn an den Beinen.“ Noch immer hat man auch mit dem alten Fehler der frühen Plymouths zu kämpfen, welche, sobald sie die „gewünschte“ helle Grundfarbe zeigten, stets weiß im Schwanz waren.

Nach dem von der „Vereinigung der Züchter gestreifter Plymouth Rocks“ im Jahre 1908 angenommenen amerikanischen Standard sind besonders folgende Eigenschaften anzustreben (Fig. 2, 3): breiter, mittellanger, nach hinten leicht ansteigender Rücken, breite, gut gerundete, tief getragene Brust, reicher Sattelbehang beim Hahn, kurzer, voller Schwanz mit nicht sehr langen, nur wenig über die Steuerfedern sich erhebenden

Sichelfedern und reichlichen Nebensicheln, kleiner, nicht zu tief gesägter Stehkamm mit 4 bis 6 Zacken und gleichmäßig gezeichnetes Gefieder mit hellblauer (auf diffuser Pigmentierung beruhender) Grundfarbe und scharf abgesetzten, quer über die Federn ziehenden, glänzend schwarzen Querstreifen (Fig. 5, rechts). Das Ende der Federn „muß“ stets einen schwarzen Streifen besitzen, „da helle Schlußstreifen eine unklare, verschwommene Zeichnung ergeben“. Auch das flaumige Untergefieder muß gut gezeichnet sein. „Weißes Untergefieder ohne Zeichnung macht das Tier für die Zucht wertlos.“

Wie sind nun diese Eigenschaften entstanden? Die Befestigung der richtigen Körperform hat offenbar nicht so viel Schwierigkeiten gemacht, wie Farbe und Zeichnung. Das erste bekannte Bild (1873) läßt noch den langen Körper, den

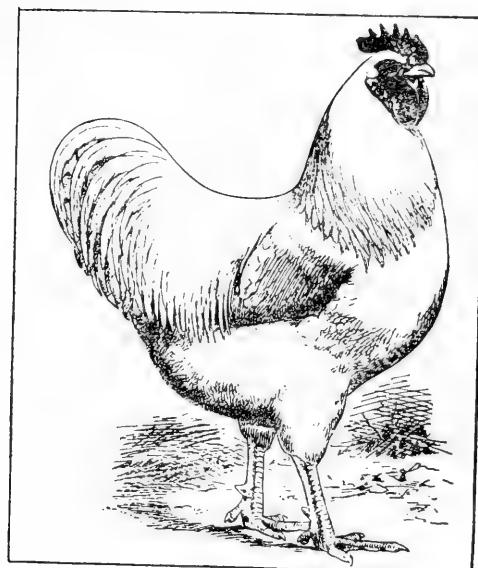


Fig. 2.

wohlgeformten Schwanz und die tiefe, lange Brust der heutigen hochrassigen Plymouths vermissen und zeigt mehr die geschlossenen Formen des asiatischen Blutes (der Brahmans und Cochins, vergl. Fig. 4, oben). Bei der Henne ist noch allenthalben das Blut der leichten Dominikanerhennen (Fig. 3) zu erkennen. Weitere Bilder (Fig. 4, Mitte) zeigen die allmäßliche, wenn auch keineswegs stetig fortschreitende Entwicklung der Form, besonders die Ausbildung des langen, flach ansteigenden Rückens, die immer geschlossenere Schwanzform und das Tieferwerden der Brust. Ein vorübergehendes Schwanken speziell in der Entwicklung des Rückenprofils beruhte z. T. darauf, daß man in den 80er Jahren auf einen breiten Rücken mehr Wert zu legen begann und daher Tiere mit breitem, aber kürzerem Rücken einkreuzte. Das Endziel, eine rechteckige Form mit weit ausladender Brust und gestrecktem Rücken (Fig. 4, unten, Fig. 2, 3) — gegenüber der kugeligen Form und dem stark konkaven Rücken z. B. der Wyandottes (Fig. 8, 9) —

ist freilich als konstantes Merkmal noch nicht erreicht. „Aber die Zeit seiner Erfüllung ist nicht mehr weit. Heute tragen viele Plymouths ihre Schwänze noch zu hoch, auch sieht man, besonders bei den gestreiften, noch viele kurze, runde Rücken, während die weißen eher perfekte Formen zeigen.“

Gehen wir zur Zeichnung über. Schon nach dem ersten amerikanischen Standard (1874) sollten die einzelnen Federn abwechselnd schwarze und weiße Bänder tragen. Aber es war ein weiter Weg von der mehr unregelmäßigen Bänderung der ersten Plymouths (Fig. 5, links) bis zu der gleichmäßigen, zebraartigen, dunkel- und schmalbindigen Zeichnung, bei der nicht bloß auf die Zahl, den streng queren Verlauf und die scharfe Abgrenzung der Binden, sondern auch auf die lichtblaue Grundfarbe, die blau-schwarz gezeichnete Spitze und die der Fahnenezeichnung korrespondierende Bänderung des Schaftes Wert gelegt wurde (Fig. 5, rechts). Um speziell die schwarze Spitzfarbe zu erzielen, wurden nicht bloß die Tiere mit weißen Spitzten, sondern auch solche mit grauen Spitzten von Preisen ausgeschlossen. Mit besonderen Schwierigkeiten war auch die Befestigung der Zeichnung im Unterfieder, vor allem im Fläumgefieder der Aftergegend verknüpft.

Von Anfang an waren bei den Plymouths die Hähne lichter als die Hennen und zwar hauptsächlich infolge der geringeren Breite der dunklen Binden. Auch treten bei den Hähnen, wenn beide Eltern zu licht waren, leicht einzelne weiße Federn in Flügel und Schwanz auf, nach Ansicht der Züchter ein Ausgangspunkt für die Züchtung rein weißer Plymouths<sup>1)</sup>. Ferner neigen die Hähne zur Entfaltung gelben und roten Pigmentes. Dieser auch von Pearl und Surface<sup>2)</sup> beschriebene sexuelle Dimorphismus macht es schwer, einheitlich gezeichnete Stämme mit dem vom Standard geforderten Helligkeitsgrad zu erzielen, und so wurde in Amerika und seit etwa 1900 auch bei uns mit gesonderten Zuchtstämmen für Hahnenn- und Hennenzucht (mit dem System des double mating) gearbeitet. Um genügend dunkle Hähne zu erzielen, werden Hahnenzuchthennen ausgesucht, welche dunkler als erstklassige Ausstellungshennen sind und besonders auch ein gut gezeichnetes Untergefieder und gute Flügelbinden besitzen, um der

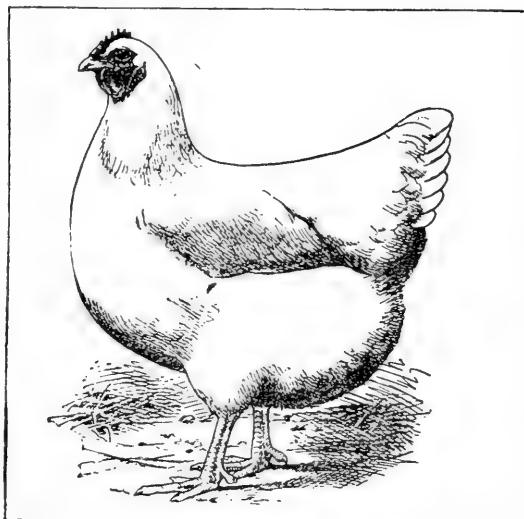


Fig. 3.

<sup>1)</sup> Nach freundlicher schriftlicher Mitteilung von Herrn Dr. Trübenbach.

<sup>2)</sup> Arch. Entw. Mech., 30, 1910.

Tendenz der Hähne zum Hellerwerden genügend entgegenzuwirken. Auch kurze Schwänze werden bevorzugt, da die gewünschte regelmäßige Zeichnung auf langen Federn schwer in vollkommener Weise zu erzielen ist und bei den Hähnen die Schwanzwurzel leicht zu hell bleibt. Mit diesen ist ein in der Form möglichst idealer Hahnenzuchthahn zu paaren, der aus Tieren stammt, die ihrerseits für die Erzeugung feiner Hähne besonders gezüchtet und verpaart waren. Die Beine dürfen in beiden Geschlechtern nicht zu früh rein hochgelb werden, da die männlichen Nachkommen sonst leicht creme-farbige Hälse und Flügeldecken haben. Auch muß ein zu großer Kamm auf der einen Seite durch einen kleinen auf der anderen ein Gegengewicht erhalten.

Für die Hennenzucht wählt man Hennenzuchthennen mit vorschriftsmäßig lichtgrau-blauer Grundfarbe und guter Zebrastreifung. Gebrochene Zeichnung und weiße Federspitzen sind unter allen Umständen verpönt, gute Zeichnung im Untergefieder und auf den Schwingen sehr erwünscht. Der Hennenzuchthahn muß von einer hervorragenden Ausstellungshenne abstammen, er soll tiefgelb in Bein- und Schnabelfarbe und im Gefieder um einige Abstufungen lichter als Ausstellungshähne sein, um der Neigung der Hennen zu dunklerer Farbe entgegenzuwirken.

Zwei Verhältnisse sind bei der Herauszüchtung der Standardzeichnung für den Vererbungsforscher von besonderem Interesse und einer speziellen Untersuchung wert. Ersens die planmäßige Erzeugung einer regelmäßig und viel gebänderten aus einer mehr unregelmäßigen, wenig gebänderten Zeich-

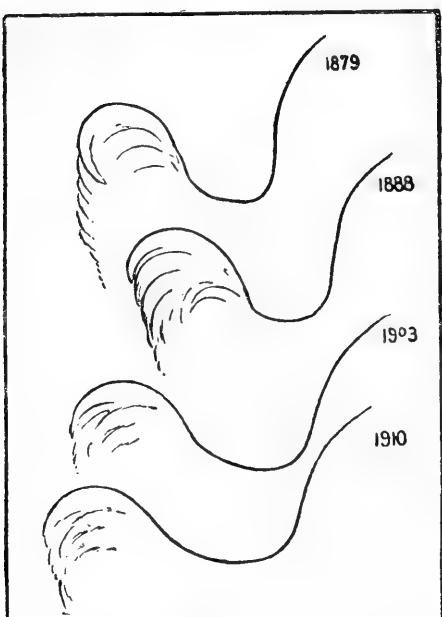


Fig. 4.

nung (Fig. 5), d. h. eigenschaftsanalytisch betrachtet<sup>1)</sup>: Die Herausbildung eines streng periodischen Wachstumsrhythmus des Federkeims aus einem mehr unregelmäßigen. Hier kommt die Beobachtung von Pearl und Boring<sup>2)</sup> in Betracht, daß bei den Plymouths bei Regeneration einer gleich nach beendetem Wachstum entfernten Feder „the pattern tends progressively to broken up“, was darauf hinzuweisen scheint, daß die regelmäßige Bänderung tatsächlich gegenüber der unregelmäßigen der früheren Plymouths den Charakter einer progressiven Variation hat. Zweitens würde die merkwürdige Angabe näher zu untersuchen sein, daß der sexuelle Dimorphismus durch Zuchtwahl mit Bezug auf ein bestimmtes Merkmalspaar (helle Farbe der

<sup>1)</sup> Vergl. V. Haecker, Entwicklungsgesch. Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena 1918, Kap. 19.

<sup>2)</sup> Sci., 39, 1914.

Hähne, dunkle der Hennen) verwischt, bezw. gebrochen werden kann, daß also die durch die beiden Geschlechter dargestellten „reinen Linien“ durch Selektion zur Konvergenz gebracht werden können.

Neben den gestreiften Plymouths werden noch andere Farbenschläge gezüchtet. Eine besonders schöne Varietät bilden die weißen Plymouths, bei welchen die Vervollkommenung von Form und Figur rascher als bei den gestreiften Plymouths von statthen ging, da die Schwierigkeit der Zeichnung ganz, die der Farbe großenteils wegfiel. Angeblich wurden sie aus den gestreiften durch fortgesetzte Paarung der hellsten Tiere herausgezüchtet (s. oben). Da aber bei ihrer Entstehung die früher in Amerika sehr verbreiteten Javas und zwar wahrscheinlich weiße Javas, denen die weißen Plymouths tatsächlich auch lange glichen, eine Rolle spielten, und da später wohl auch das „weiße Wunderhuhn“, ein sehr großes, weißes Wyandottehuhn, benutzt wurde, so dürfte die weiße Farbe doch wohl im wesentlichen auf Einkreuzung beruhen. Vorzüge der weißen Plymouths sind der lange Rücken, die Breite

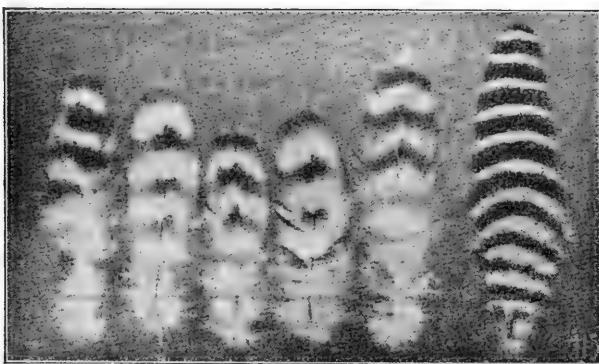


Fig. 5.

des Rückens und der Kruppe, der volle Schwanz, die breite und lange Brust und die mittellangen Beine, Merkmale, durch die sie vom Wyandottetypus mit kurzem Rücken und tiefer Beinstellung wohl unterschieden sind (Fig. 6, wo die dünne Linie die Plymouth-, die dicke die Wyandotte-, die punktierte Linie die Rhodeländerform bezeichnet). Bei der Zucht ist darauf zu achten, daß das bei weißen, gelbbeinigen und gelbhäutigen Rassen nicht selten auftretende Rot und Gelb (besonders an der Innenseite der Beine, bezw. im Federnschaft und Flaum) nicht überhand nimmt. Gute Farbe ist auch durch Fütterung bedingt: Maisschrot und stark ölhältige Futtermittel sind zu vermeiden. Auch auf eisenhaltigem Boden ist eine feine weiße Rasse schwer zu züchten, dagegen kommt nicht, wie bei gelben Rassen, die bleichende Wirkung von Sonne und Regen in Betracht.

Die in Amerika erstmals 1890 ausgestellten gelben Plymouths entstanden durch Kreuzung von gelben Cochins, Rhodeländern, gelben Italienern und weißen Plymouths. Bei den ersten Produkten fanden sich allerlei Fehler, bei den Hähnen Schwarz in Schwanz und Schwingen, zu rotgetönte Flügel u. a., bei den Hennen „Schilf“ (d. h. heller Anflug) in den Schwingen und weißes oder aschgraues Untergefieder. Bei der Auswahl der Zuchttiere

ist, abgesehen natürlich von der Plymouth-Form, auf goldgelbes Untergefieder zu achten, da „nur mit Hilfe guten Untergefieders mit der Zeit wirklich gute Oberfarbe dauernd erhalten werden kann“, die gelbe Farbe also gewissermaßen von innen herausgezüchtet werden muß. Doch darf nicht ein zu dunkelgelber Hahn mit einer zu hellgelben Henne und umgekehrt gepaart werden, da die Hennen aus solchen Paarungen stark gefleckt oder „mehlig“ (hellgrau angeflogen) sind. Allerdings sind solche Hennen häufig gut im Nebengefieder und geben, mit Geschwistern gepaart, einen größeren Prozentsatz gut gefärbter Nachkommen [also offenbar Spaltungsscheinungen!]. Gelegentlich kommen Hennen mit schwarzer Halszeichnung vor. Immer seltener treten Stoppeln an den Beinen auf, ein Rückschlag auf das Cochinblut.

Die schwarzen, als fleißige Eierleger geschätzten Plymouths sind aus den gestreiften gewissermaßen als unbeabsichtigtes Nebenprodukt hervorgegangen. Wie bei anderen schwarzen Rassen ist es auch hier nicht leicht, gleichzeitig die schwarze Gefiederfarbe und die reine gelbe Bein- und Schnabelfarbe zu befestigen. Denn erfahrungsgemäß zeigen Hähne mit leuchtend gelben Beinen und Schnäbeln viel Weiß im Untergefieder und in den Sicheln, während bei feingefärbten Hennen schwarzgefleckte oder olivengrüne Beine und schwärzliche Unterschnäbel aufzutreten pflegen. Daher die Ansicht in maßgebenden Züchterkreisen, daß „es gegen die Natur sei, gute glänzend gelbe Beine mit schwarzem Gefieder vereinigen zu wollen“. Nach dem Verf.

ist aber diese Ansicht nur bedingt richtig, da durch getrennte Hahnen- und Hennenzucht auch die schwarzen Plymouths schrittweise dem Ideal genähert werden können. Dabei ist durch geeignete Auswahl der Zuchttiere in der Hahnenzucht vor allem die Gefiederfarbe, in der Hennenzucht die Beinfarbe zu fördern und zu befestigen. Empfehlenswert ist Blutzufuhr durch schwarze Wyandottes, nicht aber durch schwarze Italiener. Die Form ist bei den schwarzen Plymouths, da sie eine junge Rasse ist, noch im Werden.

Die nur selten gezüchteten rebhuhnfarbigen Plymouths, die im wesentlichen die alte, dimorphe Bankiva- und Kämpferfärbung und zwar in Deutschland mit zitronenfarbigen, in Amerika mit mehr roten Hälsen, Sätteln und Rücken besitzen, sind in Amerika durch Einkreuzung rebhuhnfarbiger Cochins und Italiener entstanden. Sie sind, abgesehen von der Kammform,

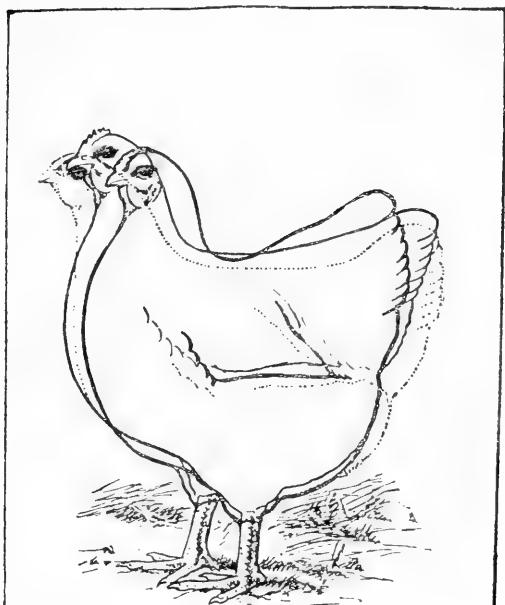


Fig. 6.

den rebhuhnfarbigen Wyandottes, die sich vielfach in der Form den Plymouths nähern, sehr ähnlich und könnten, wie Verf. meint, in Europa zweifellos auch durch Verbindung eines guten amerikanischen Plymouthhahns mit rebhuhnfarbigen Wyandottes herausgezüchtet werden. Auch bei den rebhuhnfarbigen Plymouths ist getrennte Hahnen- und Hennenzucht nötig. Für die Hennenzucht sind neben guten Ausstellungshähnen Hennen mit reiner Schaftzeichnung am Halse (goldener Federrand, schwarzer Schaftstrich ohne andere Zeichnungselemente) zu wählen, da sonst bei den männlichen Nachkommen die ideale Schaftstrichzeichnung am Hals und Sattel nur ganz selten, „durch Zufall“, entsteht. Eine ins Braun gehende Grundfarbe bei den Hennen gibt den Flügeln der Söhne die vorschriftsmäßige kastanienbraunrote Farbe. Als Hennenzuchthähne sind vor allem Abkömmlinge vorzüglicher Ausstellungshennen zu wählen, auch wenn sie, was bei solchen meistens der Fall ist, gesäumte Brust- und Halsfedern besitzen. Die Hennenzuchthennen sollen eine licht hellbraune Grundfarbe ohne rote Farbtöne und ohne die bei dieser Grundfarbe leicht vorkommenden kleinen hellen Flecken besitzen. Beine und Schnabel brauchen bei den Hennen nicht rein gelb zu sein, was bei rebhuhnfarbigen Hühnern (auch bei Wyandottes und Italienern) überhaupt schwer zu erreichen ist.

Die dunkelbrahama-farbigen Plymouths (Fig. 7) sind in Amerika zweifellos mit Hilfe der erbsenkämmigen dunklen Brahmans entstanden, aus welchen gelegentlich einfachkämmige, den Plymouths ähnliche Tiere fallen. Anzuwenden.

Eine zweite, mit sehr zahlreichen Abbildungen ausgestattete Schrift Trübenbachs beschäftigt sich mit den weißen Wyandottes. Die Wyandottes sind eine in Amerika gezüchtete rosenkämmige Rasse asiatischen Ursprungs, zunächst wohl hervorgegangen aus der Paarung von Cochins und Malayen, doch vielfach auch mit anderem Blut durchsetzt. Den ältesten Farbenschlag bildeten die Silber-Wyandottes (Fig. 14) mit weißen, schwarz gesäumten Federn und schwarzen Halsstreifen am Hals- und Sattelbehang. Sie zeigen auch heute noch trotz 45-jähriger Züchtung gelegentliche Anklänge an das asiatische Blut, so Stoppeln an den Beinen und zuweilen ein kämpferartiges Aussehen. Von ihnen stammen die weißen Wyandottes ab, die in Deutschland erstmals 1896 auftauchten und infolge des ziel-



Fig. 7.

Auch hier sind getrennte Zuchtstämme anzuwenden.

bewußten Wirkens des „Deutschen Züchter-Vereins weißer Wyandottes“ eine starke Verbreitung erlangten. Großer Wert wird bei uns auf die Form der Wyandottes gelegt, im Gegensatz zu den englischen Züchtern, welche bei der Auszüchtung der verschiedenen Farbenschläge die Form stark vernachlässigen. Insbesondere wird bei uns scharf die Plymouth- und Wyandotteform auseinander gehalten (s. oben Fig. 6). Der Wyandotteform entspricht ein kurzer und gleichzeitig tiefer, behäbiger und dicker (aber nicht fetter) Körper mit allseitig gerundeten Umrissen, mit gut entwickelter, nicht zu hoher Brust, vollem Hals, breiter Kruppe und breitem üppigem Schwanz (Fig. 8). Das Ideal schwankte freilich auch hier hin und her. So wurden um 1901 bei den Hennen lange, flache Rücken gefunden, ferner wurde schon 1906 der sog. Kugeltypus (Fig. 9) gezogen, der durch die Harmonie der Breiten-, Längen- und Tiefendimension gekennzeichnet sein soll, aber vorübergehend, um 1907, so übertrieben wurde (Fig. 10), daß nicht bloß ästhetische, sondern auch wirtschaftliche Bedenken entstehen mußten, insofern die Gefahr eintrat, daß die Fortpflanzungsorgane keinen genügenden Raum fanden und zu wenig und zu kleine Eier gelegt wurden.

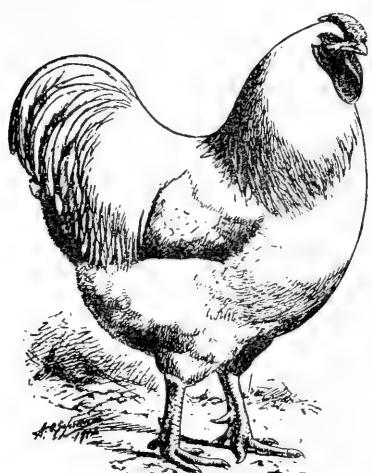


Fig. 8.

oder ganz fehlen, die Spitze in einer Tasche liegen und, statt nach oben, nach unten gerichtet sein usw. (Fig. 12). Die typischen Kämme sind übrigens „mit der Zucht auf die allseitig runde Form von selber mit gekommen“.

Bei der Entstehung der Form spielt die Befiederung eine große Rolle, die in der Mitte zwischen der weichen, aufgebauschten Befiederung der Cochins und der harten, knapp anliegenden der Plymouths liegt. Eine richtige Beschaffenheit des Gefieders bewirkt die schöne Wölbung des Halses und die gute Rundung des Vorderrückens (Fig. 8), während auf der Kruppe ein gut ausgefülltes „Kissen“ beim ♀ (Fig. 6, dünne Linie, 9), ein wohlentwickelter Sattel beim ♂ (Fig. 8) den Winkel zwischen Hinterrücken und Schwanz ausgleicht, so daß, wenigstens bei den Hähnen, eine gleichmäßig runde, vom Kopf über Hals und Rücken zum Schwanz führende Profillinie entsteht, während bei den Hennen bei guter Entwicklung des Kissens eine kleine Vorwölbung der Kruppe zustande kommen kann. Am kurzen, geschlossenen Schwanz sollen beim Hahn die beiden, nicht sehr

Erst nach Befestigung der modernen runden Form konnte auf den Ausbau von Feinheiten geachtet werden. Verlangt wird ein typischer rundlicher „Wyandottekopf“ mit runder, breiter Stirn, großem Zwischenraum zwischen Augen und Scheitel, kurzem, kräftigem, gutgebogenem Schnabel, feingerundeten, feingekörnten, leuchtend roten Kehllappen und Ohrscheiben, roten Augen und gut geperltem Rosenkamm mit nach abwärts gebogener Spitze (Fig. 11). Speziell beim Kamm können Fehler sehr verschiedener Art vorkommen: die Perlung kann teilweise

langen Hauptsicheln und die Nebensicheln die leicht gespreizten, in A-Form angeordneten Steuer- oder Tragfedern vollkommen bedecken (Fig. 13). Auch das Profil der Unterseite ist durch die Beschaffenheit des Gefieders bedingt. Allzu flaumiges Gefieder, besonders an den Schenkeln, nähert zu sehr dem Orpingtontypus. Die Läufe müssen mittellang sein. Lange Ständer verraten das Kämpfer- und Malayenblut. Den Gegensatz zwischen dem modernen Typus der weißen Wyandottes gegenüber ihren Vorläufern, den Silber-Wyandottes aus dem Jahre 1878, läßt die Fig. 14 erkennen: bemerkenswert ist bei letzteren die abweichende Rückenlinie und die reiche lange Schwanzbefiederung.

In einem besonderen Kapitel setzt der Verf. selbst ein begeisterter Verehrer und hervorragender Züchter der weißen Wyandottes, auseinander,

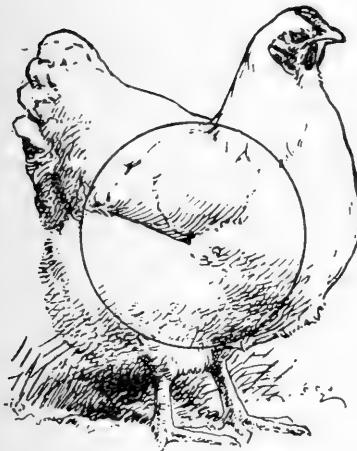


Fig. 9.

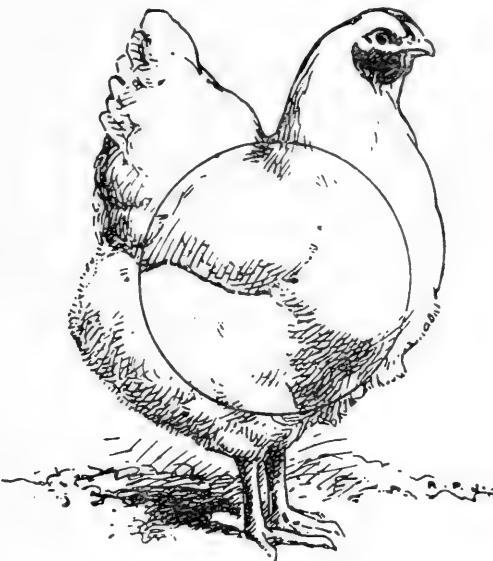


Fig. 10.

wie er, ausgehend von vier Paaren und unter planmäßiger Ausnutzung der Blutsverwandtschaft zunächst ersten, dann höheren Grades seine eigene Zucht begründet hat, und das folgende Kapitel enthält lehrreiche Ausführungen eines anderen Züchters, A. Reiß in Pockau, Flöhatal (Sachsen), bezüglich der Farbenzucht der weißen Wyandottes. Die ideale Kombination von schneeweisem, bläulichsilberweiß glänzendem Gefieder, dunkelgoldgelben Läufen und blutrotem Kamm, Ohrscheiben, Kinnlappen und Augen kann nur in zwei Etappen erreicht werden. Zunächst ist „erbliches Weiß“ zu fixieren. Es gibt nämlich dreierlei Abstufungen von Weiß: erstens finden sich Tiere mit gutem Weiß, bei denen aber im „Glanzgefieder“ (am Halse bei Hennen, am Hals und Sattel bei Hähnen) nach der Mauser rasch und in steigendem Maße gelbe Federsäume auftreten. In diesem, in Wirklichkeit zweifarbigen „erblichen Gelb“ sieht der Verf. den letzten Rest eines

braunen Farbstoffes der wilden Stammform, ähnlich wie Federstoppeln an den Läufen, harte, knappe Befiederung und schmale, langschwänzige Figur als Rückschläge zu betrachten sind. Ferner gibt es Tiere ohne Verschiedenheiten in der Farbe des Glanz- und schlichten Gefieders, jedoch mit leicht gelblicher, nachträglich zu einem matten „Elfenbeinweiß“ ausbleichender Farbe der ganz frischen Federn (sekundäres erbliches Weiß), endlich rein weiße, silberglänzende Tiere, bei welchen die Federn „aus rosafarbigem Kiel sogleich glänzend weiß zum Vorschein kommen“ (primäres erbliches Weiß). Beide Arten von erblichem Weiß haben große Vererbungskraft. Sind beide Eltern weiß, so sind es auch fast sämtliche Nachkommen, doch können „natürlich auch etliche Tiere mit erblichem Gelb fallen, also Atavismus auftreten“ [bei Heterozygotie beider Eltern?]. Auch verdrängt das erbliche Weiß des einen Elters das erbliche Gelb des andern in einem kleinen Teil der Nachzucht.

Wie das erbliche Weiß ursprünglich entstanden ist und ob es künstlich neu erziichtet werden kann, ist nicht zu entscheiden. Reiß glaubt, daß vielleicht Schwarz dabei eine Rolle spielte, da er einmal durch Kreuzung eines schwarzen Lamottahahns mit rebhuhnfarbigen (goldhalsigen) Landhennen silberfarbige Hühner erzielte, und da ferner gerade die besten weißen Wyandottes vielfach ein schwarzes Federchen aufweisen<sup>1)</sup>, was bei der offensichtlichen Gegnerschaft zwischen Schwarz und Gelb (bezw. Rot) eine gewisse Versicherung gegen das erbliche Gelb bedeutet.

Erstes Ziel des Züchters müsse es also sein, in allen Zuchttieren erbliches Weiß zu führen. Als zweite Etappe ist dann der Kontrast zwischen weißer Gefieder- und gelber Beinfarbe herzustellen, d. h. bei weißen Tieren das Gelb ausschließlich im Schnabel und Füßen zu lokalisieren. Nun ist es aber ebensowenig möglich, dem Gefieder erblich gelber Tiere den gelben Farbstoff durch Züchtung zu entziehen, wie es unmöglich ist, aus intensiv weißen Tieren mit blassen Beinen beste Wyandottes mit hochgelben Beinen zu ziehen. Vielmehr gilt es, wenn bei elfenbeinfarbigen oder primär weißen Tieren einmal kräftig gelbe Läufe auftreten, die von der Natur angebahnte und dargebotene Lokalisation des Gelb züchterisch festzuhalten und zur erblichen Eigenschaft zu erheben. Man hat also wachsamen Auges nach dem beginnenden Prozeß der Lokalisation Ausschau zu halten und Tiere, bei denen sich Spuren davon nachweisen lassen, als wertvollste Farbenzuchttiere auszumustern und mit gleichartigen zur Zucht zusammenzustellen. Mit der

<sup>1)</sup> Es sei hier an das so häufige Vikarieren und Alternieren von Leuzismus und Melanismus erinnert. Vergl. Entwicklungsgesch. Eigenschaftsanalyse. Jena 1918, S. 152.



Fig. 11.

Lokalisation des Gelb in den Beinen gewinnen aber auch die „Farbenpunkte“ des Kopfes: die blutrote Färbung der „Fleischteile“ tritt viel stärker hervor, ungeschädigt durch gelbes Pigment, aus Zinnoberrot wird Scharlachrot, aus gelben Augen werden solche mit idealer Rubinfärbung. Mit Tieren zu züchten, die blaugraue „Fischaugen“ oder Ohren mit gelbem oder weißem Belag besitzen, ist ebenso fehlerhaft, wie mit solchen, die erbliches Gelb, also Zweifarbigkeit, aufweisen, da es sich hier wie dort um Rückschläge handelt, die stärkste Vererbungskraft besitzen. Reiß erwähnt noch, daß Maisfütterung offenbar nur das erbliche Gelb, möglicherweise auch die Elfenbeinfärbung, sicher aber nicht das primäre Weiß gilbend beeinflußt. Die Wirkung der Sonnenstrahlen bildet im ersteren Fall ein Gegenmittel.

Werfen wir zum Schluß noch einen Blick auf die theoretischen Grundlagen beider Darstellungen. Wie deutlich zu sehen ist, wird nicht mit mendelistischen Gedankengängen gearbeitet und nur an einer Stelle (Wyandottes, S. 75) ist erwähnt, daß „dem Gesetz der Vererbung“ zufolge sich Fehler der Großeltern in den Enkeln in 75% der Fälle wiederholen und verstärken. Für den Erblichkeitsforscher sind die Anschauungen des Praktikers gerade wegen dieses freien Standpunkts von großem Interesse, weil sie zeigen, in welchem Maße und in welchen Punkten die praktische Tierzucht in den 60 Jahren seit Darwin imstande war, ihre Anschauungen selbstständig, ohne engere Berührung mit der Vererbungswissenschaft, weiterzubilden. Jedenfalls tritt in manchen Punkten eine deutliche Konvergenz der beiderseitigen Ergebnisse hervor und die Möglichkeit der Verknüpfung und gegenseitigen Durchdringung beider Richtungen ist unmittelbar gegeben.

Deutlich ist zu erkennen, daß der Geflügelzüchter, sozusagen unbewußt, einen Unterschied zwischen zwei verschiedenen Typen von Variabilität macht und dementsprechend auch sein Verfahren etwas abändert.



Fig. 12.



Fig. 13.

Vor kurzem hörte ich von einem hervorragenden Taubenzüchter, Herrn Schachtzabel in Halle, die Äußerung: eine neue Rasse (gemeint waren Farbenschläge der Taube) entsteht durch Zufall und wird dann fixiert. Diese schon mehr an de Vries und Johansen, als an Darwin anklingende Vorstellung einer mutativen Entstehung neuer Farben kommt in noch schärferer Weise an verschiedenen Stellen der beiden vorliegenden Schriften zum Ausdruck: „Aus den gestreiften Plymouths gingen andere Farben hervor, ohne daß der Züchter es wollte oder beabsichtigte.“ „Es fielen da, für den Laien wenigstens, so heterogene Farben, wie weiß oder schwarz.“ Auch auf die Bemerkungen über die Fixierung der weißen, gelb-beinigen Wyandottes sei nochmals hingewiesen: das „erbliche Gelb“ wird den beiden Arten des „erblichen Weiß“, dem Elfenbeinweiß und Silberweiß, scharf gegenübergestellt, die Modifikabilität des Elfenbeinweiß hervorgehoben und vor allem die Lokalisation des Gelb auf die Beine als eine schwerlich

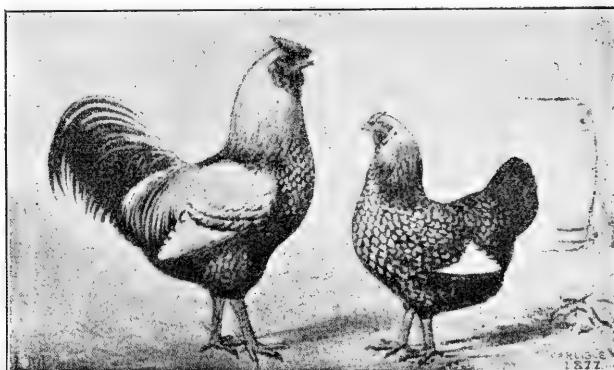


Fig. 13.

künstlich hervorzurufende, vielmehr jeweils von der Natur dargebotene Abänderung gekennzeichnet. Hier wird unverkennbar mit sprungweisen Abänderungen gerechnet, denen allerdings ein hohes Maß von Umbildungsmöglichkeit im Darwinschen Sinne zugeschrieben wird.

Im Gegensatz dazu stehen die Geflügelzüchter bezüglich der Befiederung und Formentwicklung, wenn auch nicht ausdrücklich darauf hingewiesen wird, in unverkennbarer Weise auf dem alten Darwinschen Standpunkt, daß diese Merkmale auf Grund der kontinuierlichen Variabilität jederzeit je nach der Mode und nach Belieben des Züchters weiter- oder zurückgebildet werden können, und daß gute Zuchttiere die Tendenz haben, jede einzelne Abstufung einer Eigenschaft (ihres Phänotypus) zu vererben, eine Anschauung, die besonders der Methode der Züchtung mit getrennten Hahnen- und Hennenstämmen zu grunde liegt<sup>1)</sup>. Hier stehen unsere Geflügelzüchter

<sup>1)</sup> Diese Methode wird auch bei anderen Farbenschlägen angewandt, z. B. bei den besonders in Westfalen und Ostfriesland gezüchteten Lakenfeldern, einem prachtvollen, aus Holland stammenden Landhuhn, welches (ein Seitenstück zum Lakenfelder Gürtelvieh) bei schwarzem Kopf, Halsbehang und Schwanz, im übrigen rein weiß sein soll. Die deutschen Züchter verlangen auch einen vollkommen weißen Sattelbehang, während die englischen und holländischen, bisher anscheinend ohne vollkommenen Erfolg, einen schwarzen herauszuzüchten bemüht sind.

anscheinend noch ganz auf dem Standpunkt der von Darwin (Entstehung der Arten, 1. Kapitel) angeführten Züchter, welche über die tierische Organisation wie über ein Stück Lehm sprechen, das sie in alle mögliche Formen kneten können, und die Zuchtwahl als den Zauberstab bezeichnen, der es dem Landwirt ermöglicht, dem lebenden Tiere jene Form und jene Eigenschaften zu verleihen, die ihm belieben.

Auch der Korrelation wird eine große Rolle zugeschrieben (idealer Rosenkamm und runde Körperform, einzelne schwarze Federn als Versicherung gegen „erbliches Gelb“), aber die Korrelationen; sollen innerhalb eines Stammes durch Auswahl der Individuen, welche sie ausnahmsweise nicht zeigen, beseitigt (so die Korrelation zwischen Gelbseinigkeit und Gelb im Gefieder) und insbesondere sollen auch die Korrelationen zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren durch Zuchtwahl gebrochen werden können (dimorphe Zeichnung bei gestreiften Plymouths).

Offenbar kommt bei der nicht ganz übereinstimmenden Beurteilung und Behandlung der verschiedenen Rasseneigenschaften durch die Züchter die stillschweigende und unbewußte Anerkennung einer Gegensätzlichkeit im Übertragungsmodus zum Ausdruck, welche neuerdings in steigendem Maße das Interesse der Erblichkeitsforscher auf sich gezogen hat und theoretisch namentlich durch Erweiterung der Polymeriehypothese zu beseitigen versucht wurde, derselben Gegensätzlichkeit, die ich durch die Unterscheidung von einfach- und komplexverursachten, von autonomen und korrelativ gebundenen Merkmalen entwicklungsgeschichtlich zu formulieren unternommen habe.

In dieser Hinsicht werden aber die Erfahrungen der Geflügelzüchter, wenn einmal die engere Fühlung zwischen ihnen und der Erblichkeitsforschung hergestellt ist, wertvolle Ausgangspunkte für breit angelegte Vererbungsversuche liefern können und es ist zu hoffen, daß in den wissenschaftlichen Instituten, welchen Mittel und Kräfte zur Verfügung stehen, möglichst bald an diese Aufgabe herangetreten wird.

V. Haecker.

**v. Tschermak, A. Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre. (Theorie der Anlagenschwächung oder Genasthenie.)** Biol. Centralbl. Bd. 37, Nr. 5, S. 217—277.

Der Verf. entwickelt in dieser Arbeit die Theorie der Anlagenschwächung oder Genasthenie. Er versteht darunter eine „ganz charakteristische Schwächung oder Valenzminderung bestimmter Faktoren oder Gene in gewissen Kreuzungsfällen“, die „Idee einer sekundären hybridogenen Zygogenasthenie“. Die Faktoren sind in der Veranlagungsweise durchaus gleichwertig. Sind sie in der neuen Zygote „dichogametisch“ (neues Wort für homozygotisch), dann tritt eine normale Befruchtungsverschmelzung und die normale Entwicklung der Anlagen beim neuen Tiere ein, während sie im „haplogametischen“ Zustande (= heterozygotisch) unter Umständen so abgeschwächt werden können, daß sie im  $F_1$ -Individuum nicht oder nur wenig zur Äußerung gelangen, aber auch in den folgenden Generationen sich nur abgeschwächt äußern können. Die Ungleichwertigkeit tritt erst in der Heterozygotie ein, und zwar ist die Valenzminderung abhängig von der Natur der einzelnen Faktoren, aber auch von dem Geschlecht oder Sexualmilieu der Gamete, die den betreffenden Faktor in die Zygote einbringt und so ihrerseits den valenzmindernden Einfluß der Fremdkreuzung beeinflußt.

Diesen Einfluß des Geschlechts, unter dem sich prinzipiell gleich geartete Anlagen vor der Zygotenbildung befanden, will Verf. nicht nur zur Erklärung der Verschiedenheit reziproker Kreuzung bei seinen eigenen, unten zu schildernden Versuchen heranziehen, sondern nimmt ihn auch noch zur Erklärung von den Fällen als möglich in Anspruch, die man bisher als geschlechtsbeschränkte Vererbungsform ansah. Verf. nimmt dabei an, daß ungleiche absolute Wertigkeit im Sinne von äußerlicher Dominanz oder Prävalenz und von Rezessivität bzw. von Epistasie und von Hypostasie der Faktoren das primäre sind, daß daneben in gewissen Fällen das „Sexualmilieu“ jene Valenz bzw. den schließlichen Ausbildungsgrad sekundär irgendwie zu beeinflussen zermag. Über die Nachdauer dieser Genasthenie gibt Verf. keine bestimmte Angaben. Er läßt ein allmähliches oder sprunghaf tes „Wiedererstarken“ nach Wiederherstellung der „Dichogame“ (= Homozygotie) als möglich erscheinen, ebenso aber auch die Möglichkeit andauernden Verschwundenbleibens, auch bei erneut eintretender Homozygotie, bis zur dauernden Inaktivierung, vielleicht sogar bis zum Untergang gewisser Faktoren — Genophthise oder Geneklipse. Solche extreme Genasthenie kann z. B. zur Erklärung des Nichtspaltens gewisser Hybriden mit Metro- oder Patroklinie herangezogen werden. Das Wiedererstarken derartiger durch Genasthenie geschwächter oder ganz verschwundener Faktoren käme dann sogar als Quelle von anscheinendem Atavismus und von anscheinender Mutation in Betracht.

Referent hat damit versucht, möglichst mit den Worten des Verfs die außerordentlich weitgreifenden Theorien, die in dieser Arbeit entwickelt werden, darzulegen. Zu einer eingehenden kritischen Besprechung derselben liegt jedoch so lange kein Grund vor, so lange sich diese Erwägungen nicht auf wesentlich umfangreichere Versuche begründen. Das in dem ersten Teil der Arbeit beigebrachte Material kann, so groß auch die auf die Versuche, die fünf Jahre dauerten, verwandte Mühe gewesen sein mag, so weitgehende Schlüsse zunächst nicht rechtfertigen.

Verf. arbeitete mit Hühnern, in der Hauptsache in zwei Versuchsreihen. Die zweite Versuchsreihe, Kreuzung von Plymouth Rock mit rebhuhnfarbigen Italienern kann für weitergehende Schlüsse leider überhaupt nicht in Frage kommen, — Verf. spricht selbst von einer „gewissen Zurückhaltung im Urteil“, —, da sie nur vereinzelte Nachzucht in  $F_1$ , überhaupt keine Nachzucht in  $F_2$  und insgesamt, einschließlich der Anpaarung von je einer braunen Island-Henne mit und ohne Schopf nur 11 Nachkommen umfaßt, von denen nur sieben das Kükenstadium überlebten.

Die erste Versuchsreihe, reziproke Kreuzung von Cochinchina gelb  $\times$  Minorka weiß (mit Rosenkamm) unter späterer Anpaarung von Langshan und „grauer Landrasse“ umfaßt rund 150 Tiere, hauptsächlich Kammform, Befiederung und Farbe der Beine, Farbe des Gefieders berücksichtigend. Verf. benutzte zur Gewinnung von  $F_1$  je zwei Hähne und zwei Hennen der beiden Rassen: Er beansprucht im mehrfach scharf hervorgehobenen Gegensatz zu früheren Arbeiten anderer Verf. für diese Ausgangstiere die Bezeichnung als völlig „reinrassig.“ (Das Wort rein vielfach durch Sperrdruck hervorgehoben!) Mit der Annahme, daß diese Tiere in den hier in Frage stehenden Eigenschaften homozygotisch waren, steht und fällt jedoch die entwickelte Theorie. Die Richtigkeit dieser Annahme erscheint aber bei näherem Eingehen auf die Versuche fraglich: Die allgemein gehaltene Angabe, daß die Tiere „bei Inzucht eine tadellos konstante Nachkommenschaft geliefert haben“, kann ohne nähere Darlegung der diesbezüglichen

Versuche Bedenken in dieser Hinsicht nicht beseitigen (Verf. läßt sogar S. 266 diesen Einwand als möglich zu!); die Angabe, daß sich „bei Kreuzung kein Grund dafür ergeben hat, sie für inkonstant anzusehen“, beruht zweifellos auf einem Irrtum, denn die verwandte Minorkahenne mit breitem Kamm ergab, mit einem Hahn mit einfachem Kamm gekreuzt, zwei Nachkommen mit einfachem Kamm (mehr werden nicht nachgewiesen, was jede Klärung dieses ausschlaggebenden Punktes verhindert), ein Ergebnis, das auf Grund von allgemein bekannten Versuchen mit hunderten von Tieren doch unbedingt den Verdacht der Heterozygotie für breiten Kamm bei diesem Tiere erwecken muß. So bleibt zunächst für die Verschiedenheit der Ergebnisse reziproker Kreuzungen dieser beiden Rassen in  $F_1$  die Möglichkeit ungleicher genetischer Ausgangsformen unbedingt offen. Ähnliche Bedenken lassen sich betreffs der anderen hauptsächlich zum Aufbau der Theorie herangezogenen Eigenschaften auch aussprechen. Was dann die  $F_1$ -Generation aus der reziproken Kreuzung betrifft, *Cochinchina ♀ × Minorka ♂*, so entspricht deren Ergebnis durchaus unseren bisherigen Kenntnissen, nur ein „Ausnahmefall“ unter 14 Tieren ( $F_1 I_2$ ) fällt in allen beschriebenen Eigenschaften aus dem Rahmen der anderen Tiere heraus: Referent kann zu diesem „Ausnahmefall“ natürlich keine Erklärung geben, es muß jedoch gesagt werden, daß bisher alle diese „Ausnahmefälle“, wie sie vereinzelt noch in den meisten Versuchen aufgetreten sind, von den betreffenden Verfassern in scharfer Selbtkritik zunächst sehr vorsichtig behandelt werden, daß keiner jedoch, wie hier geschehen, derartige Tiere, besonders wenn sie, wie hier, als Küken eingingen, als „speziellen Beweisgrund“ für weitreichende Theorien in Anspruch genommen hat!

Unter diesen Umständen bietet ein weiteres Eingehen auf die  $F_2$ - und  $F_3$ -Generation im einzelnen kein besonderes Interesse. Es sollen hier nur noch kurz einige Punkte erwähnt werden, in denen der Verf. von den bisher geltenden Ansichten abweicht: Verf. nimmt einen bifaktoriellen Unterschied für Kammform (Rosenkamm — einfacher Kamm), für Befiederung der Schäfte (Vollbefiedert — nicht befiedert), für Beinfarbe (Orange — grau) an. Einen trifaktoriellen Unterschied für Vollpigmentierung — Nicht-pigmentierung. Neben dieser letzteren Gegenüberstellung stellt er bei denselben Tieren noch einmal gegenüber: Braungelbton mit Spur schwarz — Reinweißton, ebenfalls trifaktoriell.

Walther, Gießen.

**Tjebbes, K. Sur les rapports génétiques entre *Thaumalea pieta* et *Thaumalea obseura* Schlegel. D'après les études expérimentales de M. le Dr. J. H. Kruimel. (Über die genetischen Beziehungen zwischen *Thaumalea pieta* und *Thaumalea obseura* Schlegel. Nach den experimentellen Versuchen des Herrn Dr. J. H. Kruimel.) Archives néerlandaises des Sciences exactes et naturelles. Serie III B, Tome III, p. 316—323, 1917.**

Die von seinem verstorbenen Freunde Kruimel in dessen experimentellen Versuchen erhaltenen Ergebnisse sind vom Verf. zum Teil in dieser Mitteilung verarbeitet worden; zum weitaus größten Teile werden die Versuche vom Verf. weitergeführt und darüber beabsichtigt er später zu berichten. Diese ersten Versuchsergebnisse beziehen sich nur auf die genetischen Beziehungen zwischen den beiden im Titel genannten Arten, welche sich zusammen als ein Linneon im Sinne Lotsys, das Linneon „Goldfasan“, betrachten lassen. Dieses Linneon wird gebildet von einer großen Zahl

kleinerer Einheiten, sowie von deren gegenseitigen Hybriden. Die zum Typus „*obscura*“ gerechneten Dunkelgoldfasanen sind unter sich ebenso und in derselben Weise verschieden, wie die Formen des Typus „*picta*“, die hellfarbigen. *Obscura*-Tiere sind von *picta*-Formen unterschieden in einer ganzen Reihe erblicher Charaktere wie Farbe, Zeichnung usw., welche sämtlich von einem einzigen Faktor, welchen Verf. mit einem P andeutet, abhängig sind. Die Heterozygoten sind vom *picta*-Typus, und die *obscura*-Form ist rezessiv; demnach lassen sich die *picta*-Homozygoten PP schreiben und die *obscura*-Homozygoten pp. Sämtliche Ergebnisse Kruimels sind mit dieser Schlußfolgerung im Einklang. Die Tatsache, daß in Geflügelzüchtungen *obscura*-Tiere einem Paare gewöhnlicher Goldfasanen entstammten, soll der Ähnlichkeit der homozygotischen und heterozygotischen *picta*-Formen zugeschrieben werden. Die Dunkelgoldfasanen sind gewiß nicht das Produkt einer möglichen Bastardierung zwischen reiner *Thaumalea picta* und *Thaumalea Amhersti*, denn der Amherstfasan verhält sich bezüglich des Faktors P ganz wie ein Hellgoldfasan.

Der Hellgoldfasanhahn, welcher in den Versuchen der Mrs. Haig Thomas, nach Paarung mit einer Amherstfasanhenne in der  $F_2$ -Generation Dunkelgoldfasanen ergab, war heterozygot in dem Faktor P. Sämtliche Versuchsergebnisse der genannten Verf. bestätigen diese Auffassung.

M. J. Sirks, Wageningen.

**Vries, H. de. Die endemischen Pflanzen auf Ceylon und die mutierenden Oenotheren.** Biol. Centralbl., XXXVI, I, 1916, S. 1—11.

Die Arbeit versucht zwecks Nachweis einer Analogie die Mutationserscheinungen bei Oenotheren in Parallel zu der vermutlichen Entstehung der auf Ceylon endemischen Pflanzen zu bringen. Über die heute bekannten Mutationen bei Oenotheren gibt Verf. einen kurzen Überblick; den Vergleichsmomenten für die auf Ceylon endemische Flora werden die floristischen und statistischen Untersuchungen von Willis zu grunde gelegt. — Tatsachen aus diesen, die auf eine plötzliche Entstehungsweise der endemischen Pflanzen Ceylons, gleich der der Mutanten schließen lassen, sind beispielsweise die bei 108 Arten sehr strenge, lokale Gebundenheit, ferner die oft nur geringe Zahl der Individuen, sowie der gänzliche Mangel an Übergängen zu den vielfach dicht dabei wachsenden, nächstverwandten Arten. — Die endemischen Pflanzen Ceylons haben ihre Vorfahren in weitaus den meisten Fällen nicht verdrängt, besitzen unserer Kenntnis nach auch keine Vorzüge im Kampfe ums Dasein, so daß ein Entstehen durch natürliche Selektion ausgeschlossen erscheint. Sie sind in ihrer Vererbungsweise konstant wie die meisten *Oenothera*-Mutanten. Die Abweichungen, die sie gegenüber nächstverwandten Arten zeigen, können wie diese gegenüber ihrer Stammpflanze richtungslos alle Organe und Eigenschaften betreffen. — Auch die Anzahl der endemischen Arten innerhalb der einzelnen Gattungen wird zum Vergleich herangezogen.

Willis schließt aus dem heutigen Befund der endemischen Flora Ceylons auf ihr Entstehen durch sehr bedeutende sprunghafte, nicht stufenweise Veränderungen und geht bis zur Annahme des Werdens von Gattungen und Untergattungen durch einmalige Mutation. Verf. schließt sich in der Annahme der Mutationen als weit zusammengesetzterer Erscheinungen an, als bisher angenommen wird, und hält die Analyse dieser Erscheinung für ein wichtiges Forschungsgebiet, dem er sich bereits seit mehreren Jahren widmet.

E. Stein.

# Bekanntmachung

Die **Zwischenscheine für die 4 $\frac{1}{2}$ % Schatzanweisungen der VIII. Kriegsanleihe und für die 4 $\frac{1}{2}$ % Schatzanweisungen von 1918 Folge VIII** können vom

**4. November d. Js. ab**

in die endgültigen Stücke mit Zinsscheinen umgetauscht werden.

Der Umtausch findet bei der „Umtauschstelle für die Kriegsanleihen“, Berlin W 8, Behrenstraße 22, statt. Außerdem übernehmen sämtliche Reichsbankanstalten mit Kasseneinrichtung bis zum **15. Juli 1919** die kostenfreie Vermittlung des Umtausches. Nach diesem Zeitpunkt können die Zwischenscheine nur noch unmittelbar bei der „Umtauschstelle für die Kriegsanleihen“ in Berlin umgetauscht werden.

Die Zwischenscheine sind mit Verzeichnissen, in die sie nach den Beträgen und innerhalb dieser nach der Nummernfolge geordnet einzutragen sind, während der Vormittagsdienststunden bei den genannten Stellen einzureichen; Formulare zu den Verzeichnissen sind bei allen Reichsbankanstalten erhältlich.

Firmen und Kassen haben die von ihnen eingereichten Zwischenscheine rechts **oberhalb** der Stücknummer mit ihrem Firmenstempel zu versehen.

Mit dem Umtausch der **Zwischenscheine für die 5% Schuldverschreibungen der VIII. Kriegsanleihe** in die endgültigen Stücke mit Zinsscheinen kann erst später begonnen werden; eine besondere Bekanntmachung hierüber folgt alsdann.

Von den Zwischenscheinen **der früheren Kriegsanleihen** ist eine größere Anzahl noch immer nicht in die endgültigen Stücke umgetauscht worden. Die Inhaber werden aufgefordert, diese Zwischenscheine in ihrem eigenen Interesse möglichst bald bei der „Umtauschstelle für die Kriegsanleihen“, Berlin W 8, Behrenstraße 22, zum Umtausch einzureichen.

Berlin, im Oktober 1918

**Reichsbank-Direktorium**

Havenstein v. Grimm

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

## Inhaltsverzeichnis von Bd. XX Heft 1

## Abhandlung

v. Uebisch, G., H. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste . . . 65-117

Sammelreferat

Nachtsheim, Hans, Die Analyse der Erbfaktoren bei Drosophila und deren zytologische Grundlage 118-156

Referate

Frets, G. P., Mendelistische splittingsverschynselen by de erfelykheid van den hoofdyforn (Tammes)	159
Hagedoorn, A. L. en A. C., Rattensoorten Sirks	160
Pribram, Dr. Hugo, Über die Vererbung der diabetischen Konstitution (Siemens)	158
Rüdin, Prof. Dr. Ernst, Studien über Vererbung und Entstehung geistiger Störungen. I. Zur Vererbung und Neuentstehung der Dementia praecox (Siemens)	157
Tjebbes, K., Sur les rapports génétiques entre Thaumalea picta et Thaumalea obscura Schlegel. D'après les études expérimentales de M. le Dr. J. H. Kruimel. Über die genetischen Beziehungen zwischen Thaumalea picta und Thaumalea obscura Schlegel. Nach den experimentellen Versuchen des Herrn Dr. J. H. Kruimel (Sirks)	175
Trübenbach, P., Plymouths in Wort und Bild (Haecker)	160
Trübenbach, P., Weiße Wyandottes, ihre Zucht und Pflege (Haecker)	160
v. Tschermark, A., Über das verschlechte Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrasse und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre. (Theorie der Anlagenschwächung oder Genasthenie.) (Walther)	173
Vries, H. de, Die endemischen Pflanzen auf Ceylon und die mutierenden Oenotheren (Stein)	176
Wegelin, Prof. Carl, Über eine erbliche Mißbildung des kleinen Fingers (Siemens)	159

BAND XX HEFT 3

FEBRUAR 1919

ZEITSCHRIFT  
FÜR  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
UND  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (POTSDAM), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (POTSDAM)

LEIPZIG  
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRÄGER  
1919

# **Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre**

---

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden. Der Preis des im Erscheinen begriffenen Bandes beträgt 28 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die **Redaktion** bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Potsdam, Sedanstraße 7**

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,  
Schöneberger Ufer 42a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 18 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Auffertigung. Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 30 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 7 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

**Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonenten der Zeitschrift zum Preise von 10 Mk. pro Band im Buchhandel bezogen werden.**

# Die Godronschen Bastarde zwischen Aegilops- und Triticumarten. Vererbung und Zytologie.

Von Walter Bally, Basel.

(Mit 4 Tafeln.)

(Eingegangen 5. Juni 1918.)

## Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Historische Einleitung . . . . .	179
II. Eigene Versuche . . . . .	185
III. Zytologie . . . . .	191
1. Die Elternpflanzen . . . . .	192
2. Die F <sub>1</sub> -Generation . . . . .	195
3. <i>Aegilops speltaformis</i> . . . . .	206
4. Vergleichung der Kerngrößen . . . . .	208
IV. Diskussion . . . . .	212
1. Individualität der Chromosomen und Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins bei der Keimzellenbildung in F <sub>1</sub> . . . . .	212
2. Geschlechtszellenbildung bei Hybriden . . . . .	218
3. Eine Hypothese zur Erklärung der von Godron beobachteten Vererbungserscheinungen . . . . .	225
4. Ausblick auf andere Fälle intermediärer Vererbung . . . . .	229
Zusammenfassung der Resultate . . . . .	233
Zitierte Literatur . . . . .	235
Tafelerklärung . . . . .	238

Vor sechs Jahren habe ich in einer kleinen Mitteilung gezeigt, daß sich *Triticum vulgare* und *Aegilops ovata*, zwei Arten, deren Bastardierung möglich ist, durch ihre verschiedene Chromosomenzahl unterscheiden lassen. *Triticum vulgare* hat 8, *Aegilops ovata* 16 haploide Chromosomen. Die F<sub>1</sub>-Generation *Aegilops ovata* × *Triticum vulgare* ist zum ersten Mal 1854 von Godron in Montpellier hergestellt worden.

Später gelangen Rückkreuzungen mit Weizen, der Vaterpflanze der P-Generation, und aus diesen Rückkreuzungen soll ein konstant bleibender Bastard, der sich durch von Generation zu Generation zunehmende Pollenfertilität auszeichnete und also rein weiter gezüchtet werden konnte, hervorgegangen sein. Diese Bastarde haben in der Vererbungsliteratur der 50er bis 70er Jahre des vergangenen Jahrhunderts eine sehr große Rolle gespielt. Ein sehr hübsches Resümee der ganzen mit dieser Frage verknüpften Polemik findet sich bei Solms-Laubach, durch dessen Abhandlung ich seinerzeit auf dieses ganze Arbeitsgebiet aufmerksam gemacht worden bin.

Seit dem Erscheinen meiner kleinen Arbeit bin ich bemüht gewesen, die Godronschen Versuche nachzumachen, um die Möglichkeit zu gewinnen, das Verhalten der Chromosomen in der pollensterilen F<sub>1</sub>-Generation und in den Rückkreuzungen zu studieren. Auf das große vererbungstheoretische und zytologische Interesse der ganzen Frage brauche ich die Leser dieser Zeitschrift wohl nicht besonders hinzuweisen. Haben wir doch hier einen Fall vor uns, wo sich die Elternpflanzen nicht nur durch die verschiedene Zahl, sondern auch durch Form-verschiedenheiten ihrer Chromosomen unterscheiden lassen, wie sie bis dahin in so auffallender Weise im Pflanzenreich noch nicht beschrieben worden sind.

Meine ersten Versuche waren aus später anzuführenden Gründen nicht von Erfolg begleitet. Erst 1916 und 1917 sind mir Kreuzungen gelungen. Die 1916 ausgeführten Bestäubungen, die in beiden Richtungen vorgenommen worden sind — einmal diente *Aegilops ovata*, das andere Mal *Triticum vulgare* als Vater — ergaben im ganzen vier F<sub>1</sub>-Pflanzen, die zytologisch brauchbares Material lieferten. Leider ist mir die von Godron angegebene Rückkreuzung nicht geglückt. Warum, das wird auch aus dem Folgenden zu ersehen sein. Ich hoffe in diesem oder dem nächsten Sommer auch hierin erfolgreich vorgehen zu können. Dafür standen mir aber aus Samen des botanischen Gartens von Madrid gezogene Pflanzen von *Aegilops speltaformis* — so nannte Godron die fertile Rückkreuzung — zur Verfügung. War auch, wie wir sehen werden, ihre Provenienz zweifelhaft, so glaube ich doch aus den zytologischen Befunden bei diesem *Aegilops speltaformis* gewisse Schlüsse ziehen zu dürfen. Das ist der Grund, warum ich jetzt schon meine bisherigen Ergebnisse publiziere. Außerdem bin ich auch jetzt noch sehr unsicher, ob die Rückkreuzung gelingen wird. Im günstigsten Fall können 1919 ganz sichere neue Resultate bekannt gegeben werden.

Bevor ich meine eigenen Versuche und Präparate bespreche, erachte ich es aber als notwendig, zuerst einen Blick nach rückwärts auf die Arbeiten der Forscher, die sich früher mit diesen Bastarden beschäftigt haben, zu werfen. Das ganze Problem dieser konstanten oder vielleicht nur scheinbar konstanten Artbastarde ist in der modernen Vererbungsliteratur immer nur nebenbei einmal berührt. Die Zusammenfassung von Solms-Laubach stammt aber aus dem Jahre 1899, ist also vor der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln geschrieben. Wir müssen aber auch bei unsren historischen Betrachtungen zur Interpretierung der Godronschen Versuche die moderne Genetik zu Hilfe nehmen.

Nach dieser historischen Einleitung seien dann meine eigenen Versuche geschildert und die daraus resultierende F<sub>1</sub>-Generation mit den Godronschen Pflanzen verglichen. Dann soll die Zytologie der Eltern, der F<sub>1</sub>-Generation und des Madrider *Aegilops speltaformis* besprochen werden. Zum Schluß will ich die Bedeutung der zytologischen Resultate für die Frage der Selbständigkeit der Elternchromosomen in der F<sub>1</sub>-Generation besprechen und auf Grund meiner Befunde einen Versuch der Deutung der Godronschen Versuche geben, dem sich einige Ausblicke auf andere Speziesbastarde anschließen.

## I. Historische Einleitung.

Die Veranlassung zu den Versuchen Godrons waren Beobachtungen, die der Landwirt Esprit Fabre in Agde gemacht und die ihn und Dunal zu der Annahme veranlaßt hatten, der im Mittelmeergebiet so häufige *Aegilops ovata* könne sich im Laufe einiger Generationen in Weizen umwandeln<sup>1)</sup>. Die Ähren von *Aegilops ovata* werden

<sup>1)</sup> Dieser Gedanke scheint nach Godron (1869) auch sonst verbreitet gewesen zu sein. Er schreibt dort S. 169, Anm. 4. „L'idée que l'*Aegilops ovata* est l'origine du blé paraît être assez ancienne. Césalpin (De plantis lib. IV, cap. 47, p. 175) nomme cette humble graminée *Triticum sylvestre* sans indiquer toutefois d'une manière positive qu'il la considère comme ayant donné naissance au blé, mais le nom dont il s'est servi pour désigner cette espèce semble l'indiquer. Les expériences de Latapie rapportées par Bory de Saint Vincent (Dictionnaire classique d'histoire naturelle t. I, p. 132) conduisent aussi à cette idée que l'*Aegilops ovata* est susceptible d'une semblable transformation; mais Latapie ne les a pas publiées lui-même et ne les a communiquées que verbalement à ses amis. Enfin mon ami le docteur Gaillardat m'a fait connaître que les Arabes de Syrie désignent cet *Aegilops* sous le nom de „Omu el ghoume“ c'est à dire mère du blé.

bei der Reife als ganzes abgelöst, die Körner bleiben von den Spelzen fest umschlossen. Die Ähren, die mit ihrer schnabelförmigen Abgliederungsstelle den Boden berühren, werden durch die Bewegungen, die der auf die beinahe wagrecht abstehenden Grannen ausgeübte Winddruck verursacht, in den Boden eingebohrt. Aus solchen Infloreszenzen sah nun Fabre Pflanzen entstehen, die dem *Aegilops ovata* nicht glichen, sondern zu der von Requien als *Aegilops triticoides* beschriebenen Spezies zu rechnen waren. Diese Beobachtung konnte von Godron in der Umgebung von Montpellier öfters bestätigt werden. Fabre hat weiterhin von spontan vorkommenden Pflanzen von *Aegilops triticoides* Samen geerntet, die er aussäte, und aus ihnen bei weiterer Isolierung eine Deszendenz von 12 Generationen erhalten, die, wie er sich ausdrückte, immer weizenähnlicher wurde, höheren Wuchs, größere Ähren, die an ihrer Basis fest wurden, erhielt und die eine der beiden Grannen, die die Hüllspelze des *Aegilops triticoides* noch besitzt, verlor. Es sind das die später unter dem Namen *Aegilops speltaeformis* zusammengefaßten Pflanzen. Der Schluß, den Fabre und mit ihm Dunal aus diesen Beobachtungen gezogen hatte, war, wie gesagt, der, daß sich *Aegilops ovata* innerhalb einiger Generationen im Weizen umwandeln könne. Die direkte Beobachtung der Umwandelbarkeit der Spezies erregte in der damaligen Zeit großes Aufsehen.

Godron hat nun als erster erkannt, daß die ganze Entwicklungsgeschichte, das ausschließliche Vorkommen in der Nähe von Weizenfeldern und der Bau des *Aegilops triticoides* auf den hybriden Ursprung dieser Spezies hinweisen. Der Nachweis für seine Vermutung ist ihm denn auch im Versuch gelungen. In seiner ersten Arbeit (1854) werden die betreffenden Versuche, wobei er teils mit unkastrierten, teils mit kastrierten Blüten arbeitete, beschrieben. Er macht uns dort auch mit seiner Arbeitsweise näher bekannt. Ich bin bei meinen später zu beschreibenden Versuchen genau in derselben Weise vorgegangen, trotzdem ich damals Godrons Arbeit nur aus dem Referat von Solms, in dem diese Details nicht enthalten sind, kannte. In derselben Arbeit werden ferner gelungene Bastardierungsversuche von *Aegilops triaristata* × *Triticum durum barbatum* und von *Aegilops ovata* × *Triticum spelta* geschildert.

Die Versuche Godrons sind damals von verschiedenen Forschern, so von Planchon, Henslow und Regel nachgemacht worden. Der ausführlichste Bericht, den ich kenne, ist der von Grönland im 1. Jahrgang von Pringsheims Jahrbüchern publizierte. Grönland hat

seine Versuche gemeinsam mit dem bekannten Pflanzenzüchter Louis Vilmorin gemacht und es wird für unsere weiteren Betrachtungen gut sein, wenn ich die Darstellung Grönlands, die einzige, die, soviel ich weiß, mit Abbildungen belegt ist, kurz rekapituliere.

Es handelte sich dabei stets um Bastardierungen, bei denen Weizenarten als Vaterpflanzen gewählt worden sind, und als allgemeine Regel ergibt sich in der F<sub>1</sub>-Generation Gleichförmigkeit und eine durchaus größere Ähnlichkeit mit den Vaterpflanzen. Auf diese Ähnlichkeiten soll gleich noch zurückgekommen werden.

Als von der Mutterpflanze herstammende Merkmale, die bei allen F<sub>1</sub>-Pflanzen dominierend auftraten, seien erwähnt: 1. Die basale Artikulation und Abbruchstelle der Ähre. Das Merkmal habe ich auch in meinen Versuchen gefunden. 2. Die gekreuzte Stellung des Endährchens. Diesem Merkmal möchte ich nach meinen Versuchen keine allzu große Bedeutung beimesse.

Als Vaterpflanzen dienten Vilmorin und Grönland folgende Weizensorten: 1. *Triticum sativum* var. *muticum*, in der Vilmorinschen Sammlung unter dem Namen blé sans barbes d'Abyssinie aufgeführt, 2. *Triticum monococcum* (Engrain Bourgeon), 3. *Triticum spelta aristatum* (Epeautre blanche barbecue), 4. *Triticum turgidum* (Poulard blanc lisse), 5. *Triticum sativum muticum* (Blé des Flandres).

Als allen F<sub>1</sub>-Pflanzen gemeinsame in der Richtung des Vaters dominierende Merkmale sind zu nennen: 1. Der hohe aufrechte Wuchs der Halme im Gegensatz zu dem niederliegenden Habitus von *Aegilops ovata*. 2. Die Länge der Ähren, die ziemlich intermediär ist, sie ist wohl bedingt durch und korrelativ verbunden mit der größeren Zahl der Ährchen, die 5—13 beträgt. Bei *Aegilops ovata* zählt man 3—5 Ährchen. 3. Die Hüllspelzen der unteren Ährchen sind deutlich unsymmetrisch gekielt, — bei *Aegilops ovata* sind sie gewölbt. Der durch den Kiel laufende Rückennerv setzt sich in eine mehr oder weniger lange senkrecht abstehende Granne fort. 4. Das letzte Ährchen war von den übrigen verschieden ausgebildet und erinnerte mehr an die Mutterpflanze, so vor allem durch die deutlicher gewölbten Hüllspelzen.

Im übrigen tat sich aber der Charakter der verschiedenen *Triticum*-väter in der Farbe der Ähren, in der Ausbildung und Farbe der Grannen, in der Behaarung und in anderen Merkmalen in der F<sub>1</sub>-Generation kund. Langbegranierte *Triticum*-Sorten gaben langbegranierte, grannenlose unbegranierte Nachkommen. Es sei gleich erwähnt, daß

meine Bastarde in allen wesentlichen Merkmalen mit den Godronschen und Grönlandschen Beschreibungen übereinstimmen.

In der 1856 erschienenen Arbeit muß sich Godron hauptsächlich gegen die Angriffe Jordans wehren, der im Glauben an die Konstanz der Spezies und in der Überzeugung, daß fertile Bastarde nicht existieren könnten, die Behauptung aufgestellt hatte, *Aegilops triticoides* sei eine Deformation des *Aegilops ovata* und *Aegilops speltaeformis* eine aus dem Orient eingeschleppte Pflanze. Die Gründe, die Jordan für seine Annahme herbeizieht, die teilweise metaphysischer Natur sind, will ich hier nicht berühren, so reizvoll auch die ganze elegante Diskussion zwischen den beiden Forschern sich gestaltet und so viel Interesse sie für jemanden, dem der Sinn für die Geschichte des Wissenschaft nicht abgeht, bietet.

Den Beweis für die Vermutung, daß *Aegilops speltaeformis* ein Rückkreuzungsprodukt von *Aegilops triticoides* ♀ (= *Aegilops ovata* ♀  $\times$  *Triticum vulgare* ♂)  $\times$  *Triticum vulgare* ♂ sei, hat Godron zum ersten Mal 1858, also vier Jahre nach seiner ersten Publikation erbracht. Ein bedeutungsvolles neues Merkmal dieser so wichtigen F<sub>2</sub>-Generation ist die Pollenfertilität, die in weiteren Generationen zunehmen soll.

Der Kürze halber und da ich mir aus den etwas widersprechenden Angaben der französischen Autoren kein rechtes Bild von *Aegilops speltaeformis* machen kann, sei hier die Diagnose von Ascherson und Graebner gegeben: „*T. persativum*  $\times$  *ovatum*. Pflanze robuster als *T. sativum*  $\times$  *ovatum*, Ähre länger, Hüllspelze stets nur mit einer Granne, deutlicher gekielt mit undeutlichen Seitenerven, Pollen gut ausgebildet, daher die Pflanzen fruchtbar und samenbeständig.“

Alle Merkmale bis auf die Pollenfertilität sind nun nichts anderes als die schon in F<sub>1</sub> dominierenden Weizenmerkmale, die in der F<sub>2</sub>-Generation einfach stärker zum Ausdruck kommen. Nach allem habe ich den Eindruck gewonnen, daß *Aegilops triticoides* und *Aegilops speltaeformis* sich eigentlich durch kein nichtfluktuierendes Merkmal unterscheiden lassen außer der Pollensterilität. So mag es auch gekommen sein, daß heute noch manche Pflanze in botanischen Gärten unter dem Namen *Aegilops triticoides* mitläuft, die eigentlich *Aegilops speltaeformis* heißen sollte. Ich ziehe jetzt die oben erwähnten, von Madrid stammenden Pflanzen in der zweiten Generation. Sie haben sich als völlig steril, mit gutem Pollen versehen, erwiesen

und waren dennoch im Madrider Samenkatalog als *Aegilops triticoides* angeführt.

Eine genauere Durchsicht der Arbeiten von Grönland (1861) und Godron (besonders 1869) hat mir gezeigt, daß die Konstanz der Rückkreuzungen doch nicht in allen Fällen zu beobachten ist. Ich muß darüber noch etwas ausführlicher berichten.

Wir müssen vor allen Dingen unterscheiden zwischen den Rückkreuzungen, die von Fabre und Godron mit dem blé de Touzelle aus der Gegend von Agde und mit anderen Weizensorten ausgeführt worden sind, denn in beiden Fällen sehen wir in den Enkelgenerationen ein durchaus verschiedenes Verhalten.

Bei der Rückkreuzung mit dem blé de Touzelle, das in der Nähe von Agde wächst und über dessen genaue Rassenzugehörigkeit ich mir weder nach den Godronschen Beschreibungen, noch nach Koernicke und Werner, wo nicht weniger als vier Getreiderassen unter diesem Titel beschrieben werden, ein richtiges Bild machen kann, erhielten Fabre sowohl wie Godron einen *Aegilops speltaeformis*, der fertilen Pollen hatte. Die Selbstbestäubung ergab nach den Angaben Godrons eine recht konstante Nachkommenschaft, die von Durieu de Maisonneuve in Bordeaux durch 33 Generationen hindurch ziemlich rein gezogen worden ist. Einige Individuen „schlugen“ insofern „zurück“, als die basale Abbruchstelle der Spindel bei ihnen nicht mehr zur Ausbildung kam, und zeigten so eine deutliche patrokline Tendenz. Dieses Merkmal soll sich nach Godron (1877) in den in Nancy gezogenen Pflanzen durch drei Generationen hindurch konstant erhalten haben. Außerdem traten noch auffallenderweise in der Deszendenz von unbegrannnten Weizensorten gelegentlich begrannnte Individuen auf. Im übrigen betont aber Godron immer und immer wieder die Konstanz der Nachkommenschaft des *Aegilops speltaeformis* und weist als auf eine weitere wichtige Tatsache auf die von Generation zu Generation zunehmende Fertilität hin. Wir dürfen meines Erachtens auch heute an diesen Angaben nicht ganz vorbeigehen. Hat doch Godron auch sonst viel über Bastardierungen gearbeitet. Er hat sich an dem Preis-ausschreiben, das die Académie des sciences im Jahre 1861 veranstaltet hat und dessen Frage lautete „Etudier des hybrides végétaux au point de vue de leur fécondité et de la perpétuité ou non-perpétuité de leurs caractères“ gleichzeitig mit Naudin beteiligt und ihm war, besonders nachdem er die Naudinschen Untersuchungen kennen gelernt hatte, die Rückkehr zu den Eltern in den Enkelgenerationen wohl bekannt.

Er hat deshalb auch seinen *Aegilops speltaeformis* als Ausnahme angesehen und richtig beurteilt.

Anders verhielten sich nun aber die Nachkommen, die Grönland (1861) von seinen bei Vilmorin gezogenen *Aegilops triticoides*-Pflanzen erhalten hatte. Godron war sich des Widerspruches zu seinen Beobachtungen wohl bewußt und behandelt ihn des längeren. Weitere eigene Versuche haben ihn denn auch davon überzeugt, daß bei Kreuzungen mit anderen Weizensorten in der F<sub>2</sub>- oder in späteren Generationen bedeutend weizenähnlichere Nachkommen herausspalteten, wie wir das bei Rückkreuzungen nicht anders erwarten sollten. Es zeigte sich dabei, daß die weizenähnliche Nachkommenschaft viel steriler war.

Diese letzte Tatsache möchte ich im Hinblick auf eine neue wichtige Arbeit von Jesenko besonders hervorheben. Jesenko hat sich ja auch mit Artbastarden des *Triticum vulgare* beschäftigt und zwar mit dem so viel behandelten Roggenweizenbastard. Die Parallelen zu den Godronschen Versuchen sind zahlreich. Auch da fand sich in F<sub>1</sub> Pollensterilität, aber Möglichkeit der Rückbestäubung mit dem Pollen der beiden Elternpflanzen. Die F<sub>2</sub>-Generation oder wie ich sie, um Mißverständnisse künftig zu vermeiden, lieber nennen will, die RF<sub>2</sub>-Generation (aus der Rückkreuzung mit dem einen Elter gewonnen. ♂ RF<sub>2</sub> wäre aus der Rückkreuzung mit dem Vater, ♀ RF<sub>2</sub> aus der Rückkreuzung mit der Mutter gewonnen) zeigte allerdings viel eher nach den Mendelschen Regeln zu erwartende Verhältnisse. Nur sehen wir hier, daß im Gegensatz zu den *Aegilops*-Kreuzungen, die der Pollenpflanze ähnlichsten Pflanzen am fertilsten werden, während sich umgekehrt der am meisten intermediäre *Aegilops speltaeformis* durch die größte Fertilität auszeichnet. Ich kann auf diesen Widerspruch nur hinweisen ohne ihn zu erklären, so hübsch es gewesen wäre, wenn der elegante Deutungsversuch Jesenkos auch hier seine Gültigkeit gehabt hätte.

Ein kurzer mir nicht unnötig erscheinender Ausblick auf das, was wir in der Annahme, es handele sich um den Mendelschen Gesetzen der Kreuzung für zwei in mehreren selbständigen Faktoren differierende Individuen gehorchende Pflanzen, in der ♂ RF<sub>2</sub>-Generation erwarten müßten, sei noch beigefügt. Greifen wir einen einzigen Faktor heraus, etwa den den hohen und den niedrigen Wuchs bedingenden, so ergäbe sich, wenn der hohe Wuchs dominierend ist (nennen wir den betreffenden Faktor A, alle hochwüchsigen Individuen sind AA oder Aa, alle niedrigen aa) folgendes:

P *Aegilops ovata* aa. *Triticum vulgare* AA.

F<sub>1</sub> *Aegilops triticoides* Aa.

♂ RF<sub>2</sub> entstanden aus  $\frac{A}{a} \times A$ .

$\frac{1}{2}$  AA,

$\frac{1}{2}$  Aa.

In F<sub>2</sub> hätten wir also lauter aufrecht wachsende Individuen, von denen die eine Hälfte Homozygoten, die andere Hälfte Heterozygoten sind. In der weiterhin geselbsteten Nachkommenschaft von F<sub>2</sub> müssen aber aller Erwartung nach auch einmal, nämlich in der Nachkommenschaft der Heterozygoten aa Individuen auftreten und das ist nach all den über ein Vierteljahrhundert dauernden Erfahrungen der französischen Forscher niemals der Fall. Wir können die gleiche Betrachtung auf ein beliebiges Merkmal, z. B. auf die Form der Deckspelzen ausdehnen oder auf die Zahl der Grannen. Nie in den vielen Arbeiten Godrons, Grönlands und der andern Zeitgenossen finde ich irgend einen Hinweis auf solche doch nach aller Voraussicht zu erwartende Rückschläge. Diese Erscheinung sollte meines Erachtens in erster Linie aufgeklärt werden und ich glaube dafür, wie das Folgende zeigen soll, eine plausible Erklärung gefunden zu haben.

Über die uns etwas ferner liegende Frage, womit es zusammenhängt, daß sich der konstante Bastard *Aegilops speltaformis* nur in Kultur erhält und nicht im Freien spontan vorkommt, wolle man sich bei Solms-Laubach, der die Godronsche sehr einleuchtende Erklärung bringt, orientieren.

## II. Eigene Versuche.

Frühere Versuche hatten mich belehrt, daß es, um zur Zeit der Weizenblüte blühreife *Aegilops*-Pflanzen zu erhalten, in unserm Klima nötig ist, die Aussaat schon im Herbst vorzunehmen. Dann gelangt *Aegilops ovata* schon im Mai zur Blüte und blüht bis Ende Juni, so daß man sich nie über Pollenmangel zu beklagen hat. Im übrigen ist *Aegilops ovata* ein recht anspruchsloses Kraut, das viel Sonne und wenig Begießen recht gut verträgt. Die Überwinterung geschah entweder im offenen Frühbeet oder im Kalthaus.

Die zu meinen Versuchen verwendeten Samen stammen aus der Umgebung von Montpellier. Herrn Professor Flahault, der sie mir besorgt hat, sei auch an dieser Stelle für seine Liebenswürdigkeit mein

bester Dank ausgesprochen. Er hat sie 1915 an einer Stelle, die weit von allen Weizenfeldern entfernt ist, gesammelt. Überdies sollen nach seinem Bericht auch in Montpellier die Blütezeiten von *Aegilops* und *Triticum* nicht zeitlich zusammenfallen.

Der Weizen war ein in der Nordschweiz allgemein kultivierter Kolbenweizen (s. Fig. 1 und 2).

Ich habe Bestäubungsversuche in beiden Richtungen vorgenommen und ich will gleich bemerken, daß mir die beiden reziproken Kreuzungen gelungen sind und daß die beiden F<sub>1</sub>-Pflanzen vollständig gleich aussahen. Bei Godron (1863) war der Versuch *Triticum* mit *Aegilops* zu befruchten während fünf Jahren durchaus negativ ausgefallen. Nach seinen Aussagen zu schließen, hat er die Weizenblüten nicht kastriert. Seine Angabe, daß die eine der beiden Kreuzungen nicht gelingt, ist trotzdem offenbar als gut begründet angesehen worden und u. a. in A. Lang's experimentelle Vererbungslehre eingedrungen (S. 127).

Die zu den Kreuzungsversuchen verwendeten *Aegilops*-Pflanzen wurden unter Glasglocken isoliert, es wurden an jedem Stock etwa 10 Ähren zur Fremdbestäubung verwendet. In jeder Ähre konnten 4—6 Blüten gebraucht werden. Zur leichten Kenntlichmachung dienten bunte Fäden und außerdem wurden die betreffenden Infloreszenzen entgrannt. Die Kastration habe ich in der Weise vollzogen, daß in den bald blühreifen Blüten Deckspelze und Vorspelze durch einen leichten mit Daumen und Zeigefinger der linken Hand ausgeübten Druck auseinander gespreizt und dann mit einer in der rechten Hand gehaltenen Pinzette die drei Antheren entfernt wurden. Die Endblüten eines Ährchens wurden jeweilen ganz abgeschnitten. Blühende Halme von *Triticum* hatte ich dabei immer neben mir zur Hand und konnte dann gleich ganze stäubende Antheren oder Hälften solcher in die noch offene stehende Blüte einführen. Um weitere Irrtümer zu vermeiden, wurden auch in der Folge an den betreffenden Stöcken alle neu aufblühenden Ähren abgeschnitten. Stieß ich einmal durch unrichtige Beurteilung der Verhältnisse auf *Aegilops*-Blüten, deren Antheren trotz dem Spelzenschluß schon zu stäuben begonnen hatten, so wurden die betreffenden Ähren sofort geopfert und die Pinzette gleich in Alkohol gereinigt. Trotz all dieser Vorsichtsmaßregeln muß ich einige blühende Ähren übersehen haben, denn es traten unter den heranreifenden, angeblichen Bastardkörnern immer einzelne auf, die sich durch ihr kräftiges Aussehen gleich als reine *Aegilops ovata*-Körner manifestierten, ihre Heranzucht bestätigte dann im folgenden Sommer die Vermutung.

Die etwas gewaltsame Öffnung der Spelzen hat zur Folge, daß der Schluß, der in der freien Natur nach erfolgter Bestäubung sofort eintritt, hier längere Zeit unterbleibt, so können dann leicht Pilzsporen auf die sehr empfindlichen Fruchtknoten gelangen und so vielleicht bereits wirksam befruchtete Samen zerstören. Das mag mit ein Grund für den geringen Ansatz sein.

Die Bestäubungsversuche der *Triticum*-Pflanzen mit *Aegilops*-Pollen gingen in entsprechender Weise vor sich, nur, daß hier die Isolierung der im Freien stehenden Stöcke durch unten mit Watte verschlossene Glaskröpfchen vorgenommen wurde. Hier war in der Zeit der Bestäubung, die nur während der recht kurzen Blütezeit des Weizens vorgenommen werden kann, die Gefahr der Pollenübertragung durch den Wind bedeutend größer.

Hier in Form einer Tabelle die Resultate meiner Versuche:

Jahr der Bestäubung und Art der Kreuzung	Ungefährre Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der geernteten Samen	Davon gekeimt	Davon fehlerhaft	Gute Bastarde
1916 <i>Aegilops ovata</i> ♀ × <i>Triticum vulgare</i> ♂	120	8	5	3 reine Ae.	1
1916 <i>Triticum vulgare</i> ♀ × <i>Aegilops ovata</i> ♂	40	5	5	2 reine T.	3
1916 <i>Aegilops ovata</i> ♀ × <i>Triticum dicoccum</i> ♂	50	—	—	—	—
1917 <i>Aegilops ovata</i> ♀ × <i>Triticum vulgare</i> ♂	80	12	2	1 (?)	1
1917 <i>Triticum vulgare</i> ♀ × <i>Aegilops ovata</i> ♂	40	11	—	—	—

Es haben mir im ganzen 1917 vier zweifellose F<sub>1</sub>-Pflanzen zur Verfügung gestanden, die deutliche Bastardnatur aufwiesen und die unter sich vollständig gleich waren. Also kein sehr glänzendes Resultat und es hat aller Aufmerksamkeit bedurft, um von den betreffenden Pflanzen das nötige Material zur zytologischen Untersuchung zu gewinnen und zu gleicher Zeit einige Ähren für die Rückbestäubungsversuche zu reservieren.

Diese Rückbestäubungsversuche sind leider, wie schon erwähnt, resultatlos verlaufen. Es wurden mit allen Pflanzen solche angestellt und zwar habe ich in ähnlicher Weise, wie oben geschildert, beinahe

sämtliche mir noch zur Verfügung stehende Blüten teils mit *Aegilops*, teils mit Weizenpollen belegt.

Vielelleicht hatte ich für diese Zwecke nicht die richtige Weizensorte. Da Godron seine besten Erfolge mit dem blé de Touzelle erzielt hat, so habe ich mir durch die Vermittlung von Herrn Direktor



Textfig. 1. Links *Triticum vulgare*, rechts *Aegilops ovata*,  
in der Mitte der Bastard.

Volkart in Oerlikon nun von der Samenkontrollstation in Paris eine unter diesem Namen gehende Weizensorte kommen lassen. Ihm und Herrn Direktor Scribeaux in Paris möchte ich auch hier für ihre Freundlichkeit danken. Ich hoffe nun damit in diesem Sommer bessere Erfolge erzielen zu können.

Über das Aussehen der F<sub>1</sub>-Generation mögen die Photographien (Textfig. 1 und 2) orientieren. Es handelt sich in beiden Bildern in der

Mitte um eine Pflanze, die *Triticum* zur Mutter hatte, aber die  $F_1$ -Pflanze mit der *Aegilops*-Mutter bietet genau den gleichen Anblick. Rechts und links sind die Elternpflanzen abgebildet.

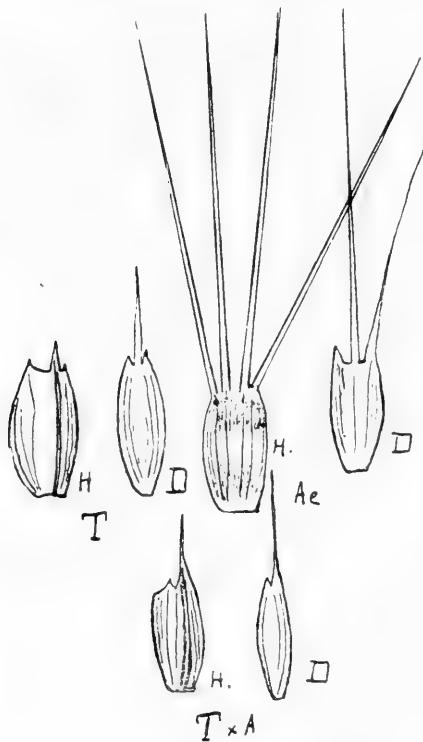
Als wichtigste Merkmale treten uns auch hier ganz gleich wie in den Godronschen Versuchen entgegen:



Textfig. 2. Wie Textfig. 1. Seitenansicht der Ähren.

1. Ziemlich große Anzahl von Trieben wie bei *Aegilops*. Bei *Triticum* nur ein Trieb.
2. Vollständig aufgerichtete Halme. Dieses Aufrichten kann ich schon Ende März 1918 an der einzigen aus den Bestäubungen von 1917 sicher gezogenen Bastardpflanze deutlich wahrnehmen.
3. Ähre langgestreckt mit 5—7 Ährchen (bei *Aegilops* 3—5, bei *Triticum* mit dem untersten verkümmerten bis zu 15).

4. Deutlich ausgesprochene Kielung der Hüllspelzen der unteren Ährchen, die meistens mit einer Granne versehen sind. An den weiter oben gelegenen Ährchen treten bis zu drei, aber immer senkrecht stehende Grannen auf und ist die Kielung auch nicht mehr so deutlich wahrzunehmen. (Textfig. 3 wird besser über diese Verhältnisse orientieren, als das eine Beschreibung kann.)



Textfig. 3.

T = *Triticum vulgare*. Ae = *Aegilops ovata*. T × Ae = Bastard. H. = Hüllspelze, D = Deckspelze der unteren Ährchen einer Ähre. Vergrößerung ungefähr 2 ×.

oder von Weizen nimmt auf Jodzusatz sofort intensive Blauschwarzfärbung an, einzelne aber nur sehr wenige Körner bleiben zwar auch hier ungefärbt, in den Pollenkörnern der Bastardpflanzen war nie eine Spur von Stärke zu bemerken.

Diese Tatsache ist auch deshalb von Interesse, weil nach Tischlers (1917) Zusammenstellung die Glumifloren und Juncaceen nach den über-

5. Die Deckspelzen besitzen nur eine Granne und einen seitlichen Zahn. Sie gleichen ebenfalls denen von *Triticum* (Textfig. 3).

6. Das letzte Ährchen hat gekreuzte Stellung, ein Merkmal, das *Aegilops ovata* und dem von mir benutzten Weizen zukommt, weshalb ich ihm keine so große Bedeutung zuweise.

7. Sämtliche Bastardpflanzen haben „schlechten“ Pollen. Die mikroskopische Untersuchung läßt zunächst erkennen, daß die Pollenkörper der Bastardpflanzen viel heller erscheinen als die der Elternpflanzen. Die Membran ist infolge der Plasmaarmut oft gerunzelt. Dann fallen auch starke Größenunterschiede auf. Schwankungen des größten Durchmessers von 20—53  $\mu$  konnten beobachtet werden, während bei *Aegilops ovata* dieser Wert von 32—40  $\mu$  fluktuiert. Ein ganz sicheres Merkmal bietet nun aber der Stärkegehalt. Pollen von *Aegilops*

einstimmenden Resultaten sämtlicher Forscher durchweg Stärke in den normal entwickelten Pollenkörnern haben. Auf Fettgehalt habe ich die Pollenkörner leider zu prüfen versäumt. Weiter wird auch noch zu versuchen sein, ob, wie das nach Tischler bei vielen sonst stärkehaltigen, ausnahmsweise stärkelosen Pollensorten der Fall ist, bei Kultur auf Zuckerlösungen Stärkebildung eintreten kann.

### III. Zytologie.

Wie aus dem vorausgegangenen Kapitel zu ersehen ist, stand mir für meine Untersuchung kein sehr reiches Material zur Verfügung, das dadurch, daß die wenigen herangezogenen Bastarde noch für Rückbestäubungen dienen sollten, noch weiter eingeschränkt wurde. Es ist mir dennoch gelungen, die Entwicklung der männlichen Sexualzellen in ziemlicher Vollständigkeit zu studieren. Die Teilungen der Makrosporenmutterzelle konnte ich nicht weiter als bis zu den frühesten postsynaptischen Stadien verfolgen. Ein Blick auf die Literatur über Apogamie lehrt uns aber, daß wir aus dem Vorhandensein einer Synapsis noch nicht auf weiterhin folgende ungestörte meiotische Teilungen schließen dürfen.

Als weiterer erschwerender Umstand ist zu erwähnen, daß die zu fixierenden Ähren von vielen Blattscheiden dicht umhüllt sind. Sie müssen also aus dieser Hülle heraus geschält werden und man kann von außen auch nach vieler Übung einem jungen Halm unmöglich ansehen, ob die von den Blattscheiden umgebenen Blüten Pollenmutterzellen enthalten, die sich gerade im richtigen Teilungsstadium befinden. So wurde denn leider sehr viel zu junges und zu altes Material fixiert und geschnitten und es ging recht viele Zeit mit diesem müßigen Geschäft verloren.

Als Fixierungsmittel dienten Alkoholeisessig nach Carnoy, Alkohol-Zinkchlorid-Eisessig nach Juel und das Flemingsche Gemisch in starker und schwacher Mischung (nach Sieben 1 und 2). Die weitaus besten Präparate der Kernteilung erhielt ich mit Fleming, während sich für das Studium der vor- und nachsynaptischen Stadien Alkoholeisessig und Juel gerade so gut eignen. Nachdem mich früher Saffraningentianavioletpräparate nicht vollständig befriedigt hatten, wurde ausschließlich mit Eisenalaun-Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt.

Ich möchte zunächst meine Befunde ohne eingehendere Vergleiche mit Arbeiten anderer Autoren, die über Bastardzytologie gearbeitet haben, mitteilen. Die Diskussion im letzten Kapitel soll uns erst hierzu den Anlaß bieten.

Vorausgeschickt sei jedoch, daß ich es mit keinem leichten Objekte zu tun hatte. Die recht langen und oft verschlungenen Chromosomen, die meistens durch verschiedene optische Ebenen verfolgt werden müssen, machen die Deutung auch der besten Präparate recht schwer. Die somatischen Karyokinesen sind leider eben deshalb ganz unbrauchbar. Auch Wurzelspitzen, die ich zum Vergleich herangezogen habe, haben mich für Chromosomenzählungen vollständig enttäuscht.

### 1. Die Elternpflanzen.

In meiner früheren Arbeit habe ich schon darauf aufmerksam gemacht, daß sich *Triticum vulgare* und *Aegilops ovata* nicht nur durch die Zahl, sondern auch durch Formverschiedenheiten der Chromosomen unterscheiden lassen. Es sei nicht verschwiegen, daß diese Formverschiedenheiten sich in den somatischen Mitosen nicht nachweisen lassen, sondern erst in den meiotischen Teilungen deutlich zutage treten. Es mußte also eine der wichtigsten Aufgaben der vorliegenden Untersuchung sein, zu sehen, ob sich bei der Reduktionsteilung des Bastardes die elterlichen Chromosomen als solche nachweisen lassen. Um das zu können, wird es gut sein, wenn wir uns zunächst ein genaues Bild von der Reduktionsteilung machen, wie sie uns bei den Elternpflanzen entgegentritt. Ich benützte zu diesem Zwecke Bilder nach den Präparaten, die ich mir seinerzeit in Bonn angefertigt hatte<sup>1)</sup>. Die Prophasen sollen hier nicht näher besprochen werden. Dafür finden sich für *Aegilops ovata* schon die nötigen Angaben in meiner früheren Arbeit und *Triticum vulgare* verhält sich prinzipiell auch nicht anders. So viel ich mich erinnere, finden sich auch bei Nakao, dessen Arbeit mir hier nicht zugänglich ist, Angaben, die auf die gleiche Art der Synapsis und der postsynaptischen Stadien hindeuten, wie ich sie für *Aegilops ovata* geschildert hatte.

a) *Aegilops ovata*. Die Stadien bis zum Beginn der Spindelbildung finden sich bei Bally (1912, Fig. 5—13). Dort sind ebenfalls

<sup>1)</sup> Anmerkung während der Korrektur: Eine erneute Untersuchung an den Pflanzen, die zu meinen Basler Versuchen benutzt worden sind, hat mir in allen Punkten eine Bestätigung meiner früheren und hier niedergelegten Angaben gebracht.

Kernplatten, die mir zur Zählung der Chromosomen gedient haben, abgebildet (Fig. 14 und 16). Ich habe eine erneute Prüfung meiner alten Präparate vorgenommen und kann die damals gefundene Zahl 16 aufs neue bestätigen. Das Material, das mir hier zu meinen Versuchen gedient hat, ist auch fixiert und geschnitten, leider habe ich den Moment der Reduktionsteilung verpaßt, aber an Kernen in der Synapsis ausgeführte Messungen haben mir ergeben, daß auch hier kaum niedere oder höhere Zahlen zu erwarten sind.

Übrigens ist *Aegilops ovata*, so weit ich nach Herbarexemplaren beurteilen kann, eine Spezies, die wenig zur Varietätenbildung neigt. Ich verstehe dabei unter *Aegilops ovata*, was bei Ascherson und Graebner unter *T. ovatum eu-ovatum* zusammengefaßt ist, also die Rasse die 4—5 Grannen an der Hüllspelze aufweist. In einer Bemerkung schreiben A. u. G. S. 705: „Jordan und Fourreau (Brev. pl. Europ. II, 128—32 [1868] beschreiben 11 von dieser Rasse abgezweigte petites espèces, von denen *A. erraticia*, *microstachys*, *pubiglumis* und *vivescens* aus unserem Gebiet stammen. Wir haben dieselben nicht gesehen und bezweifeln, daß sie erheblich verschieden sind.“

Es sind also keine systematischen Gründe vorhanden, die etwa zur Annahme einer Verschiedenheit im Chromosomensatz der im Poppelsdorfer Garten kultivierten, von mir auf ihre Chromosomenzahl untersuchten von meinen zur Kreuzung benutzten aus Montpellier stammenden Pflanzen führen könnten<sup>1)</sup>.

Die hier gegebenen Figuren sollen nun hauptsächlich über die Form der Chromosomen orientieren. Fig. 1 und 2 stellen Metaphasen dar. Die recht gleichmäßige länglich zylindrische Gestalt ist ohne weiteres ersichtlich. An ihren beiden Enden sind, was besonders in Fig. 2 und 3 hervortritt, die Chromosomen umgebogen. Polwärts mag diese Erscheinung die Bedeutung einer Befestigung an den Spindelfasern haben. Sie ist ja in ähnlicher Welse schon bei einer großen Menge von Objekten beschrieben worden. Ich erwähne sie hier nur deshalb, weil sie ein Grund ist, warum mir Messungen, wie sie Tischler (1915) zitiert und wie sie im Pflanzenreich besonders Farmer und Digby an *Primula*-Bastarden ausgeführt haben, hier nicht durchführbar erscheinen. Zeichnungen, die als Grundlage für solche genauen Messungen dienen sollen, müssen notwendigerweise Objekte darstellen, die doch annähernd in einer optischen Ebene liegen, und das ist hier erst bei einzelnen Chromosomen in der Anaphase der Fall.

<sup>1)</sup> An dem Namen *Aegilops ovata* anstatt wie bei A. u. G. *Triticum ovatum* halte ich hauptsächlich aus Gründen der besseren Gegenüberstellung und weil die Pflanze doch unter diesem Namen besser bekannt ist, fest. Mögen es mir die strengen Systematiker verzeihen!

Dann tritt aber sehr bald die Längsspaltung und Verkürzung ein, so daß auch hier keine zu Vergleichen tauglichen Messungen vorgenommen werden können. Ich glaube übrigens, daß meine stets bei gleicher Vergrößerung ausgeführten Zeichnungen auch ziemlich hochgeschraubten Genauigkeitsansprüchen genügen können.

Späte Anaphasen sind in Fig. 4 und 5, eine Telophase in Fig. 6 dargestellt. Die frühe Längsspaltung ist bei 4 gut zu sehen, 5 zeigt, wie bei der Wanderung zu den Polen die Chromosomen , ^ und >> angeordnet sein können. Eine bedeutende Verdickung, das sei gleich hier unter Hinweis auf spätere Angaben beim Bastard bemerkt, konnte ich hier nicht feststellen.

Alle hier gegebenen Figuren lassen nicht die vollständige Zahl der Chromosomen erkennen. Die ist erst auf Querschnitten, wie ich sie in Fig. 14 und 16 meiner früheren Arbeit gegeben habe, zu ermitteln. Bei den hier abgebildeten Figuren habe ich auch manchmal nicht alle im Präparat liegenden Chromosomen gezeichnet, sondern bin eher einzelnen gut sichtbaren Konturen sorgfältig gefolgt.

b) *Triticum vulgare*. Ich greife auch hier auf alte Präparate zurück. Beim Weizen braucht man ja noch viel weniger besorgt zu sein, etwa bei einzelnen Rassen besondere Differenzen in Chromosomenzahl und -größe zu finden. Ließen sich doch, wie ich früher gezeigt habe und jetzt wieder nachprüfen konnte, die Chromosomen der vermutlichen Stammplatten des Weizens, des von unsren kultivierten Sorten in so unendlich vielen Merkmalen abweichenden *Triticum dicoccoides* von denen des *Triticum vulgare* nicht unterscheiden. So ergibt uns z. B. ein Vergleich von Fig. 7 mit der in meiner früheren Arbeit gegebenen Fig. 4, daß Größen- und Formunterschiede in diesem Stadium der Diakinese zwischen *Triticum vulgare* und *Triticum dicoccoides* sich nicht finden lassen. Leider können in diesem Stadium *Triticum* und *Aegilops* auch noch nicht unterschieden werden. Erst kurz vor der Ausbildung der Spindel erfolgt jene starke Kontraktion der chromatischen Substanz, die zu den eigenartigen, dicken Chromosomen von *Triticum* führt. Die scheinbaren 9 Gemini von Fig. 7 werden wohl am besten so zu erklären sein, daß das oberhalb des Nucleolus gelegene Gebilde einem einzigen umgebogenen Geminus entspricht. In Fig. 8 sehen wir dann die charakteristischen gedrungenen *Triticum* Gemini. Wir haben hier wohl eine noch multipolare Spindelanlage vor uns.

Ein eingehendes Studium der Meta- und Anaphase der heterotypischen Teilung hat mir gezeigt, daß meine früher gemachte Angabe,

wonach wir bei *Triticum* Chromosomen vor uns haben, die plumpen Gebilde darstellen, die etwa doppelt so breit wie die *Aegilops*-Chromosomen sind, sich in dieser Allgemeinheit nicht aufrecht erhalten läßt.

Die Fig. 9—13 lassen erkennen, daß auch bei *Triticum*, mehr als bei *Aegilops* die Chromosomengröße variabel ist und daß auch hier sehr schmale an *Aegilops*-Chromosomen erinnernde Gebilde auftreten können. Diese schmalen Chromosomen sind aber immer in Minderzahl vorhanden, von den acht eines oder zwei. Der größere Teil stellt die uns von früher her bekannten etwa doppelt so breiten Formen wie bei *Aegilops* dar. Eine Verwechslung einer heterotypen Spindel von *Aegilops* mit dem gleichen Stadium des Weizens scheint mir nach meinen bisherigen Erfahrungen auch für einen Unerfahrenen völlig ausgeschlossen zu sein. Auch in der Anaphase (Fig. 14 und 15) sind diese Unterschiede überaus deutlich wahrzunehmen. Man vergleiche damit die entsprechenden Stadien beim *Aegilops* (Fig. 5 und 6). Die die homoeotype Teilung vorbereitende Teilung der Tochterchromosomen wird hier erst später bemerkbar. Selbst Telophasen, in denen sich die einzelnen längsgespaltenen Chromosomen so gruppieren, daß ihre Entstehungsweise noch im jungen Tochterkern deutlich erkennbar ist, lassen hier breitere Banden von Chromatin erkennen als wie bei *Aegilops ovata*.

Zusammenfassend kann also festgestellt werden, daß die Chromosomen von *Aegilops* durchschnittlich die halbe Breite derjenigen von *Triticum* aufweisen. Bei *Triticum* findet man eine Breite, die in jeder heterotypen Mitose fluktuieren kann, von doppelt so dicken Formen bis zu solchen, die denen von *Aegilops* gleichkommen.

## 2. Die F<sub>1</sub>-Generation.

Von allen oben erwähnten 1917 herangezogenen Pflanzen wurde Material fixiert. Die Reduktionsteilung konnte aber bloß bei dem Bastard *Triticum vulgare* ♀ × *Aegilops ovata* ♂ studiert werden und auch hier, wenn schon ziemlich vollständig, so doch ausschließlich in den Pollenmutterzellen. Die Embryosackmutterzellen werden häufig im Stadium der Synapsis angetroffen. Spätere Stadien waren nicht mehr in dem fixierten Materiel zu finden, da ich die übrigbleibenden Ähren für die nicht gelungenen Rückbestäubungsversuche verwenden mußte. Ich hoffe in diesem Sommer auch noch die fehlenden Stadien der Reduktionsteilung im weiblichen Geschlecht und die Entwicklung des Embryosacks studieren zu können. Die Präparate, die ich erhalten habe, sind sehr

klar und zeigen manche Détails deutlicher als wie die entsprechenden Schnitte der Elternpflanzen.

I. Prophase der heterotypen Teilung. Ein unbefangener Beobachter, der sich die Zeichnungen, die ich von der Prophase bis zur Diakinese gebe, ansieht und der nicht weiß, daß es sich bei der vorliegenden Pflanze um einen Bastard handelt, wird in allen diesen Stadien nichts irgendwie Unregelmäßiges entdecken können. Ein Vergleich mit den Figuren, die ich in meiner früheren Abhandlung von der heterotypen Mitose von *Aegilops ovata* gegeben habe, muß ihn belehren, daß sich hier bis zur Ausbildung der fertigen Chromosomen alles in der gleichen Weise wie bei der Vaterpflanze abspielt.

Eine nochmalige Durchsicht der wichtigen Literatur führt mich auch für dieses Objekt zur Annahme der Parasyndese, trotzdem gerade hier gewisse theoretische Erwägungen nahelegen würden, nach einer Metasyndese zu suchen. Was die prinzipielle Frage ob Parasyndese oder Metasyndese anbetrifft, so möchte ich mich am liebsten den letzten Ausführungen Tischlers (1915, S. 249) anschließen, trotzdem sich aus meinem Objekt unmöglich so zwingende Schlüsse ziehen lassen, wie das von dem von Tischler zitierten Lundegårdh und von Frisendahl für *Myricaria germanica* getan wurde.

So ist auch hier wieder eine zuverlässige Beobachtung der Bildung von „Gamomiten“ und „Zygomiten“ nicht möglich gewesen. Ich glaube, das liegt an dem Objekt selber, fehlen doch in den sonst so sorgfältigen Arbeiten von Allen und Miyake, die ebenfalls Monocotyledonen geschnitten haben, die nötigen zwingenden Aufschlüsse. Überhaupt kann ich auch hier wieder sagen, daß die ganze Art und Weise der Entstehung der diakinetischen Chromosomen außerordentlich an das erinnert, was Miyake seinerzeit bei Galtonia- und Irisarten beobachtet hat.

Fig. 17 zeigt Pollenmutterzellen im Ruhestadium, ein deutliches Liningerüst ist nicht wahrzunehmen. Der stark tingierbare Nucleolus ist von einem schwächer gefärbten Hof umgeben. Es folgt der Synapsis vorausgehend und mit einer starken Vergrößerung des Kerns verbunden eine immer deutlicher werdende Vakuolisierung der um den Nucleolus liegenden Partien, ein eigenartiges, so viel ich sehen kann, von anderen Autoren noch nicht abgebildetes Stadium (Fig. 18). Prochromosomen-artige Gebilde sind hier im Kerngerüst erkennbar, aber recht undeutlich. In der Synapsis selbst bilden Kerngerüst und Nucleolus einen auch bei starker Differenzierung oft unentwirrbaren Klumpen. Auch ich neige

der Ansicht zu, in der Synapsis kein Kunstprodukt zu sehen. Die sich immer mehrenden Beobachtungen dieses Stadiums an lebenden Objekten (z. B. Tischler 1910) müssen schon gegen diese Annahme sprechen, fernerhin die Tatsache, daß sich bei einer durch Fixierungsmittel bedingten Kontraktion eine Zusammenziehung immer in der gleichen Richtung müßte wahrnehmen lassen, was ja bekanntlich nicht der Fall ist. Das zeigt z. B. meine Textfig. 4 (S. 209). Das Stadium dauert offenbar recht lange, denn es ist mir beinahe in allen Schnittserien, sowohl der Elternpflanzen wie des Bastardes, entgegen getreten. Dabei zeigte es sich, daß gerade in diesem Zustande alle angewendeten Fixierungen gute Dienste leisteten, was hier aus dem guten Aussehen des Zytosplasmas und auch der Tapetenzellen ersichtlich ist, während spätere Stadien besonders für die Einwirkung von Alkohol-Eisessig recht empfindlich sind. Eine Größenzunahme des Kerns kann während dieses ausgesprochen synaptischen Zustands nicht bemerkt werden. Er eignet sich deshalb, wie schon früher Gates und Tischler (1910) bemerkt haben, am besten für vergleichende Messungen. Darauf wird noch zurückzukommen sein.

Eine stärkere Differenzierung des nun folgenden Stadiums läßt neben dem stark entfärbten Nucleolus das Kerengerüst mit deutlichen Chromatinklumpchen, von denen ich nicht auszusagen weiß, ob es Gamosenen, Gamomiten oder Zygomiten sind, erkennen (Fig. 20).

Erst nun betreten wir etwas sichereren Boden. Aus dem dichten Knäuel entspinnen sich deutliche Fäden, die sowohl in der (Fig. 21) abgebildeten Embryosackmutterzelle als auch in den Pollenmutterzellen (Fig. 22) eine doppelte Struktur erkennen lassen. Ob sich diese Schlingen, wie man nach der Annahme der Parasyndese erwarten sollte, in der haploiden Zahl (hier also  $\frac{16+8}{2} = 12$ ) ausbilden, darüber konnte ich in meinen Präparaten keinen Aufschluß gewinnen. Der von Grégoire zuerst 1907 geschaffenen Nomenklatur folgend, sei dieses Stadium als Zyonema bezeichnet. Das vorausgehende Leptonemastadium konnte ich also nicht in einwandfreien Bildern feststellen. Ich gehe wohl in der Annahme, dieser Zustand der einfachen Filamente werde durch die Synapsis verdeckt, nicht fehl.

Die Schlingen des Zyonema vereinigen sich zum Pachynema oder spirème épais (Fig. 23), das allerdings gerade bei meinem Objekt nichts weniger als „épais“ ist. Im Gegenteil wir sehen sich zunächst außerordentlich dünne Fäden ausspinnen. Die Dünnsigkeit hängt hier wohl in

deutlicher Weise mit der großen Länge des Gerüstwerks zusammen. Ob die im Bilde links sichtbaren Doppelfäden den Schluß einer Vereinigung des Zygonaema darstellen oder zum Strepsinema überleiten, ist schwer zu sagen.

Leichter zu deuten sind Fig. 24—26. Die „second contraction“ tritt uns da mit aller Deutlichkeit entgegen. Fig. 24 und 25 könnten vielleicht „metasyndetisch“ umgedeutet werden, wie das z. B. Miss Digby für außerordentlich ähnliche Bilder bei Galtonia (Fig. 55—62 ihrer Abhandlung) getan hat, aber das von Fig. 24 zu 25 zu 26 zu 27 stets fortschreitende, allmähliche Dickerwerden der gepaarten Fäden spricht sehr gegen die Deutung, daß die Spaltung in Fig. 23 und 24 etwas von der in Fig. 25—28 beobachteten, wo wir es doch sicher mit univalenten Chromosomen zu tun haben, wesentlich Verschiedenes sei.

Bis dahin habe ich meine Bilder, so wie ich mir das vorgenommen hatte, beobachtet, gleichsam als ob ich nicht wüßte, daß ich eine Bastardpflanze, deren Vater 16 und deren Mutter 8 haploide Chromosomen hat, vor mir habe. Ich muß aber doch hier schon eine kleine theoretische Erörterung einschieben. Nach allem, was wir über Bastardpflanzen wissen, deren Eltern verschiedene Chromosomenzahlen haben (die Literatur wird später eingehend besprochen werden), und nach der doch auch sonst verbreiteten Annahme, daß in der Diakinese stets ein väterliches und ein mütterliches Chromosom zusammenkommen und nach der weiteren Annahme, daß sich die diakinetischen Chromosomen, auf die strepsinematische Spaltung des Pachynema zurückführen lassen, müßten wir schon hier eigentlich erwarten, daß bloß acht *Aegilops*-Chromosomen mit acht *Triticum*-Chromosomen zusammentreten. Es sind also rein theoretisch schon im Zygonaema und später im Strepsinema bis zur Diakinese einzelne ungepaarte Fäden zu erwarten. Daß sie uns in den von mir gegebenen Bildern (Fig. 21 und 22) des Zygonaema nicht deutlich entgegentreten — in Fig. 21 könnten ja einzelne Fäden schließlich so gedeutet werden — nimmt weiter nicht wunder, denn hier ist ja so wie so das völlige Ausspinnen der zygotenen Fäden aus der Synapsis noch nicht vollendet. Viel schwieriger sind die folgenden Bilder zu deuten. In Fig. 26 und 27 sind ja neben Doppelsträngen vereinzelte zu sehen, aber sie als von *Aegilops* herstammend anzusprechen, wage ich wirklich nicht. Es gibt hier doch zu viele Täuschungsmöglichkeiten, das Messer kann die zugehörige andere Hälfte, die im nächsten Schnitt nicht gefunden werden kann, weggerissen haben, die zygotene Spaltung kann in einzelnen Fäden nachhinken oder schließlich kann es sich

um Gerüststücke handeln, die später gar nicht in die Bildung der Chromosomen mit einbezogen werden. Treten uns doch in vielen Bildern der verschiedensten Autoren in diesen an den meisten Fäden die Verdoppelung erkennen lassenden Stadien solche einfache Stücke entgegen. Auch in meinen früheren Abbildungen von *Aegilops ovata* (Fig. 9 und 10 Bally 1912) können solche ihrer Natur nach fragliche Einzelfäden gefunden werden.

Seitdem Rosenberg in seiner sorgfältigen Untersuchung des Bastardes *Drosera longifolia* × *rotundifolia* nachgewiesen hat, daß in der Diakinese der Pollenmutterzellen 10 *longifolia*-Chromosomen mit 10 *rotundifolia*-Chromosomen zu deutlichen Gemini zusammentreten, die noch in der Metaphase als sogenannte Doppelchromosomen erkennbar sind und daß die 10 überzähligen Chromosomen der *Drosera longifolia* ungepaart bleiben, hat sich das Interesse aller Forscher, die Bastarde von Eltern mit verschiedener Chromosomenzahl zu untersuchen Gelegenheit hatten, dieser Erscheinung zugewendet. Die betreffenden Arbeiten sollen bei der allgemeinen Diskussion noch näher besprochen werden. Hier habe ich Rosenberg nur deshalb zitiert, weil auch ich natürlich mit einiger Spannung an das Studium dieser Frage herangetreten bin. Leider habe ich gerade für die Diakinese nicht sehr günstige Präparate. Eine Zählung der Gemini, die sich für den Weizen (Fig. 7 und 8) doch mit einiger Sicherheit durchführen läßt, ist hier nirgends möglich. Mehr als die etwas allgemeine Tatsache, daß wir ungepaarte und zu Geminis gepaarte Chromosomen finden, kann ich nicht anführen. Das ist schon aus Fig. 29, die sich an 28 direkt anschließt, gut ersichtlich und wird noch einleuchtender, wenn man dieses Bild mit den betreffenden Stadien vom Weizen (Fig. 7) und *Aegilops* (Fig. 13 Bally 1912) vergleicht. Klarer liegen die Verhältnisse bei einem sicher nur angeschnittenen Kern (Fig. 30), der übrigens einem schlecht fixierten Präparat entstammt. In Fig. 31—33 ist die Kernwand aufgelöst und es hat die Anlage der multipolaren Spindel begonnen. Auch hier wird man leicht neben Geminis Einzelchromosomen erkennen können. In Fig. 32 sind sogar Gemini zu sehen, in denen sich die Chromosomen umschlingen. Die verschiedene Dicke der *Aegilops*- und *Triticum*-Chromosomen war für mich die Veranlassung, nach Zwillingen zu suchen, deren einer Paarling recht breit, der andere schmal ist. Aber schon ein Vergleich der Fig. 13 (Bally 1912) und der Fig. 7 muß hier skeptisch stimmen. In der Tat lassen sich deutliche Differenzen zwischen den Chromosomen der Elternpflanzen erst während der Meta- und Anaphase

nachweisen. So ist denn auch ein Suchen ungleicher Paarlinge nicht von Erfolg begleitet gewesen. Es treten uns im Gegenteil z. B. in Fig. 30 recht gleich aussehende Paarlinge entgegen. Solchen Gebilden gegenüber scheint mir große Skepsis am Platze zu sein und ich möchte sogar so weit gehen, zu zweifeln, ob es sich da noch überall um richtige Gemini oder nicht etwa schon um somatisch längsgespaltene Chromosomen handelt. Es ist hauptsächlich die jüngst erschienene Arbeit von Rosenberg (1917) über die Reduktionsteilung und ihre Degeneration bei *Hieracium*, die mich zur Erwägung dieser Annahme führt. Auf viele der darin enthaltenen wichtigen Resultate werde ich noch weiter unten zu sprechen kommen. Hier sei nur soviel bemerkt, daß es Rosenberg bei seinen Hieracienbastarden gelungen ist, Längsteilungen ungepaart gebliebener Chromosomen zu beobachten. Daß auch bei meinem *Aegilops triticoides* derartige Dinge vorkommen, lehrt mich die Tatsache, daß in einzelnen Spindeln ganz sicher mehr Chromosomen zu zählen sind, als man nach der Addition  $8 + 16 = 24$  erwarten sollte (s. Fig. 36).

II. Von der multipolaren Spindelanlage zur Metaphase. Störungen und Unregelmäßigkeiten, wie man sie in der Bastardzytologie schon zur Genüge kennt, finden sich schon bei der Diakinese, während bis dahin eigentlich alles seinen gewohnten Verlauf nahm. Ein recht ungewöhntes Bild tritt uns in Fig. 15 entgegen, die uns eine multipolare Spindelanlage zeigt, wo die Chromosomen in deutlicher Weise an drei Pole rücken. Das links abseits liegende Chromosom kann herausgerissen sein.

Gertraud Haase-Bessell, die kürzlich die Reduktionsteilung bei dem Bastard *Digitalis purpurea*  $\times$  *lutea* untersucht hat, konnte auch dort derartige abnorme multipolare Spindeln beobachten und möchte in ihnen die Ursache des weiteren gestörten Verlaufs der heterotypen Mitose sehen. Sie schreibt (S. 305); „In meinem Material sah ich nie eine normale Reduktionsspindel. Der Grund ist der, daß die Kernspindel multipolar bleibt, allerdings mit der Tendenz zwei Pole zu bevorzugen. Diese Verhältnisse gehen wohl aus Photographie G, Tafel 1 und Fig. 20—35, Tafel 3 klar hervor.“ Ich muß gestehen, daß für mich aus den betreffenden Figuren, die ganz sicher nach überfärbten Präparaten gemacht sind, gar nichts „klar hervorgeht“. Auch durch nichtssagende photographische Aufnahmen werden schlechte Präparate übrigens nicht verbessert. Außerdem wissen wir über den Übergang der multipolaren zur bipolaren Spindelanlage bei der heterotypen Teilung

normaler Individuen noch so wenig, daß mir der Schluß von Frau Haase-Bessell noch viel gewagter vorkommt. Ihre Figuren 23 und 24 lassen übrigens keine Spur von Multipolarität mehr erkennen. In meinen reichlich durchmusterten Präparaten, die mir gerade sehr viele Bilder der Meta- und Anaphase bieten, finde ich jedenfalls keine Anhaltspunkte für die von Frau Haase-Bessell ausgesprochenen Anschaubungen.

III. Meta- und Anaphase. Fig. 34 mag zu diesen Stadien überleiten. Noch sind einzelne Gemini erkennbar (g), daneben deutlich Einzelchromosomen. Die beiden erwähnten Gemini sind in der Zeichnung nicht so scharf zum Ausdruck gekommen, wie sie im Präparat zu sehen waren, da die sie zusammensetzenden Chromosomen in verschiedenen optischen Ebenen liegen und deshalb auf die Zeichnungsebene projiziert werden mußten.

Sehen wir in der Fig. 34 noch, daß die Chromosomen in ziemlich gleicher Entfernung von den Polen verbleiben, so tritt uns nun in den folgenden Etappen eine Erscheinung entgegen, die wohl von allen Forschern, die sich mit Hybridenzytologie beschäftigt haben, immer und immer wieder beobachtet wurde. Die Chromosomen verteilen sich höchst ungleich auf der Spindel, während einige in deutlicher Metaphasestellung sich befinden, sind andere schon weit zu den Polen hinaufgerückt. Diese ungleiche Wanderungsgeschwindigkeit der einzelnen Chromosomen kann schon bei den Elternpflanzen (z. B. Fig. 13 und 14) beobachtet werden, aber so vollständig abnorme Bilder, wie wir sie nun zu sehen bekommen werden, treten uns doch in normalen Reduktionsteilungen nie entgegen. Über die Ursache dieser Erscheinungen kann man sich nur ungenügend begründete Vorstellungen machen. Wissen wir doch auch heute trotz aller mannigfaltigen Erklärungsversuche über die Kräfte und Bewegungsursachen, die die Wanderung der Chromosomen zu den Polen bewirken, noch gar nichts. Es wäre vielleicht daran zu denken, daß die Art der Anlage der Spindel eine dem Mutterorganismus fest anhaftende Eigenschaft ist. So gut wie dieser genotypisch z. B. nur Chromatophoren von einer bestimmten Größe produzieren kann, so könnten in seinen Pollenmutterzellen nur Kernspindeln von einer ganz bestimmten Breite angelegt werden. Auf den vielleicht zu schmalen und aus zu wenig Spindelfasern aufgebauten Spindeln hätten dann einfach nicht alle Chromosomen Platz und so müßten einige vorausziehen, andere nachhinken. Ich führe diese Denkmöglichkeit hier nur deshalb an, weil ich glaube, daß derartige rein zellmechanische Ursachen für die Un-

regelmäßigkeiten, die sich in den meiotischen Teilungen der Hybriden zeigen, bis jetzt noch nicht genügend diskutiert worden sind. Sie scheinen mir aber ebenso beachtenswert wie andere Erklärungsversuche, die z. B. Vergiftungerscheinungen als Analogia zum Vergleich heranziehen.

So muß ich denn, nachdem ich meine Präparate vergebens nach schönen, reinen Metaphasebildern durchsucht habe, ohne weitere Übergänge Fig. 36 an Fig. 34 und 35 anschließen. Die verschiedene Wanderungsgeschwindigkeit hat für uns den Vorteil, daß die einzelnen Chromosomen meistens recht deutlich unterschieden werden können, daß in guten Präparaten in der Seitenansicht ihre Zahl und Größe uns scharf entgegentritt. Ein Blick auf Fig. 35 wird uns ohne weiteres davon überzeugen, daß Zählungen auf Querschnitten hier ein fruchtloses Unternehmen wären. Am besten ist es natürlich, wenn wir, wie in Fig. 35, alles auf einem Schnitt übersehen können. Ganz sichere Zählungen erlaubt allerdings auch dieses Präparat nicht, nur soviel kann festgestellt werden, daß die Gesamtzahl der Chromosomen hier mehr als  $8 + 16$  beträgt. Ich schwanke zwischen 26 und 28. Die oben angeführte Erklärung scheint mir am plausibelsten zu sein. Wir haben eine heterotype Teilung vor uns, bei der einzelne (wohl sicher *Aegilops*-) Chromosomen eine somatische Längsspaltung vollzogen haben. Sehr viel höhere Zahlen als die erwarteten 12 für den haploiden Satz ließen sich übrigens nie finden, öfters treffen wir auch, so in der sehr deutlichen und mir unzweifelhaftesten Telophase (Fig. 46), die zu erwartende Zwölfzahl an.

Bei der Betrachtung der folgenden Figuren tritt uns nun die Frage, ob sich hier die väterlichen und mütterlichen Chromosomen unterscheiden lassen, entgegen. Um nicht allzu große Erwartungen zu enttäuschen, rufe ich noch einmal in Erinnerung, daß wir bei *Aegilops* ziemlich schmale Chromosomen gesehen haben, bei *Triticum* fanden wir eine varierende Dicke von sehr massigen Formen bis zu solchen, die etwa den breitesten *Aegilops*-Chromosomen nahe stehen. Wir werden also in den meiotischen Teilungen des Bastards von einem einzelnen mittelbreiten Chromosom nicht mit Sicherheit angeben können, welchem Elter es entstammt, hingegen werden wir auffallend plumpe Gebilde ohne weiteres als *Triticum*-Chromosomen anzusprechen berechtigt sein. Es kommt dann noch hinzu, daß vielleicht einzelne unkonjugiert gewesene *Aegilops*-Chromosomen in der die homoeotype Teilung vorbereitenden Längsteilung vorauseilen und uns so als besonders schmale Gebilde entgegentreten.

In Fig. 36 spreche ich die beiden mit T bezeichneten, bereits homoeotyp längsgespaltenen Chromosomen als sicher von *Triticum* her abstammend an. Vielleicht wird das dem Leser nicht ohne weiteres einleuchten, aber ich habe gesehen, daß das viele Beobachten und Zeichnen meiner Präparate den Blick für solche etwas feineren Unterschiede schärft. Aber auch dem Ungeübten werden in den folgenden Fig. 37—39 deutliche Unterschiede auffallen. Fig. 37 und 39 zeigen Spindeln in drei, Fig. 38 in zwei sich folgenden Schnitten einer Serie, auch da habe ich wieder mit T bezeichnet, was mir von *Triticum* abzustammen scheint. Einigermaßen zuverlässige Zählungen gestatten die betreffenden Präparate nicht, da bei der mannigfach umgebogenen Form der einzelnen Chromosomen nie ganz sicher zu entscheiden ist, ob ein Chromosom nur in einem einzigen oder in zwei Schnitten getroffen wurde. Die Zahl der mit T bezeichneten Chromosomen ist, wie leicht zu erwarten, jedesmal weniger als acht, aber das hängt damit zusammen, daß sicher unter den schmalen Gebilden noch vereinzelte Weizenchromosomen sich befinden. Das lange fadenförmige Ausziehen der metaphasischen Chromosomen ist übrigens recht charakteristisch, besonders in Fig. 40 deutlich zu sehen und erinnert an ähnliche Bilder, wie sie Gates und Thomas von dem „odd“ Chromosom der *Oenothera lata* gegeben haben.

Eine deutlichere Sprache sprechen Fig. 41—43. Besonders das Präparat, nach dem Fig. 41 gezeichnet wurde, kann wirklich nicht gut anders gedeutet werden, als wie ich es tue. Ich darf wohl sagen, daß es das am besten gelungene Präparat meiner ganzen Serien ist. Stellen wir die Abbildung etwa zwischen Fig. 3 und Fig. 15, so muß ein unbefangener Beobachter anerkennen, daß an den beiden Polen die *Triticum*-Chromosomen sich befinden und auf der Spindel in loser Anordnung die *Aegilops*-Chromosomen liegen. Selbst die Zahlenverhältnisse stimmen auffallend. Am oberen Pol fünf, am unteren drei Weizenchromosomen, auf der Spindel 15 *Aegilops*-Chromosomen. Daß die massive Form der an den Polen gelagerten Chromosomen nicht etwa eine beginnende, die Telophase einleitende Verbreiterung ist, geht aus einem Vergleich mit Fig. 6 hervor, wo das entsprechende Stadium für *Aegilops* aufgezeichnet ist.

Fig. 42 und 43 zeigen ähnliches, wenn schon nicht mit der gleichen Klarheit wie Fig. 41. Aus allen drei Bildern geht hervor, daß bei der heterotypen Mitose die Möglichkeit vorhanden ist, daß die Chromosomen des einen Elters (*Triticum*) vor denen des

anderen Elters die Pole erreichen können. Wir werden gleich sehen, daß weiterhin Kernbildungen eintreten können, bei denen beliebig viele Chromosomen von einer Kernwandung umschlossen werden, und daß solche Kerne durch besondere Zellwände abgetrennt werden können. Es ist also die in durchaus nicht allen Fällen verwirklichte Möglichkeit gegeben, daß im Laufe der Meiosis Kerne zu stande kommen und auch in besondere Zellen verlagert werden können, die ausschließlich Chromatin des einen Elters enthalten. Als die für uns vorläufig einzige erfaßbare Ursache dieses Geschehens sehe ich die verschiedene Wanderungsgeschwindigkeiten der väterlichen und mütterlichen Chromosomen an. Ich werde bei der Besprechung der zoologischen Literatur weiter unten zu zeigen haben, daß im Tierreich eine ganze Anzahl von Fällen bekannt ist, wo sich in der Keimentwicklung fremdbefruchteter Eier ganz ähnliche Erscheinungen finden.

Die Fig. 45 erlaubt eine deutliche eindeutige Sonderung der *Aegilops*- und *Triticum*-Chromosomen nicht. Hingegen glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich die beiden wagrecht liegenden noch in der Kernplatte sich befindenden Chromosomenpaare nicht als Gemini, sondern als somatisch längsgespaltene *Aegilops*-Chromosomen anspreche.

IV. Telophase der heterotypen Teilung und homoeotype Teilung. Eine scharf begrenzte Trennung der heterotypen von der homoeotypen Teilung läßt sich hier nicht durchführen. Es treten eben wie in den bis jetzt untersuchten Bastarden alle die schon so oft beschriebenen Unregelmäßigkeiten, wie Zurückbleiben einzelner Chromosomen, um die sich besondere Membranen bilden, sekundäre Spindelbildung, verspätete Ausbildung der Phragmoplasten auf, die sich auch in durch äußere Einflüsse geschädigten Pollenteilungen finden lassen (man vergleiche z. B. Němec).

Fig. 44 mag einen, soviel ich sehe, nicht allzu häufig beschrittenen Weg zeigen, der zu einer derartigen unregelmäßigen Verteilung der chromatischen Substanz auf die Pollenkörner führen kann. An die bereits homoeotypisch geteilten Chromosomen des einen Pols haben sich Spindelfasern angelegt, die die einzelnen Hälften auf neue sekundäre Pole verteilen werden.

Viel häufiger bilden sich aber einzelne oder mehrere in der heterotypen Teilung zurückgebliebene Chromosomen zu Sonderkernen um. Fig. 47 und 49 mögen als Beweisstücke für dieses Zurückbleiben dienen, während in Fig. 48 die Mitose ziemlich regelmäßig verlaufen ist. Am

oberen Pol von Fig. 48 sind die Weizen- und *Aegilops*-Chromosomen unterscheidbar, auch in 47 können auffallende Größenunterschiede wahrgenommen werden.

Die Sonderkernbildung tritt uns dann zum erstenmal in Fig. 50 entgegen. Ich würde nun das sattsam bekannte Raritätenkabinett abnormer Bastardreifungsmitosen nicht noch durch so viele Figuren erweitern helfen, wenn mir nicht immer und immer wieder in meinen Figuren die von den verschiedenen Eltern stammenden Chromosomen aufgefallen wären und da ich glaube, daß es sich um den ersten Fall im Pflanzenreich handelt, wo derartige Differenzen sich bis zu den Reifungssteilungen der Geschlechtszellen verfolgen lassen, so darf ich mit den Belegen für meine Anschaugung nicht allzu sparsam sein.

In Fig. 51 haben wir eine nicht allzu unregelmäßige homoeotype Mitose vor uns. Mit aller Deutlichkeit ist da zu erkennen, wie in die untere Spindel drei Weizenchromosomen hineingeraten sind, oben scheinen an den Polen auch Weizenchromosomen zu liegen, aber sicher läßt sich das hier nicht sagen. Ein ganz gutes Präparat ist es dann wieder, das mir als Vorlage für Fig. 52 gedient hat. Hier sind, was häufig ist, drei Spindeln zu finden, die beiden rechts liegenden weisen ausschließlich *Aegilops*, die kleine links befindliche nur Weizenchromosomen auf. Fig. 53 und 54 sehen sich sehr ähnlich. In beiden ist der gleiche Fall realisiert. Sie müßten, was die großen Kerne betrifft, eigentlich vor Fig. 52 rangieren, aber in der Spindel rechts ist es in beiden Fällen zur Kleinkernbildung gekommen. An beiden Orten glaube ich behaupten zu dürfen, daß die großen Zellen beinahe ausschließlich *Aegilops*-Kernmaterial führen. Sie befinden sich in einem interkinetischen Stadium. Als schmale längsgespaltene Bänder sind die *Aegilops*-Chromosomen zu erkennen. Man vergleiche damit das besonders in Fig. 54 rechts oben gleich durch seine sicher doppelte Dicke auffallende, auch längsgespaltene Weizenchromosom, das sich vielleicht auch noch zur erneuten Teilung anschickt.

Fig. 55 und 57 lassen erkennen, zu welchen Größendifferenzen schließlich alle diese Irregularitäten führen können. In Fig. 57 haben wir eine Tetrade vor uns, in jeder Tochterzelle beginnen wieder neue Mitosen. Gewöhnlich bildet sich dann aber keine Scheidewand mehr aus, so daß in jede Tochterzelle 2—4 Kerne zu liegen kommen, wie das Fig. 58 und 59 zeigt. Man wolle damit Fig. 63, die *Aegilops ovata* entstammt, vergleichen. Nur diesen einen Elter habe ich gerade in diesem Stadium studieren können (die homoeotype Teilung ist mir bei

der Fixierung entgangen) und ich möchte ausdrücklich bemerken, daß mir hier bei *Aegilops ovata* niemals irgendwelche Unregelmäßigkeiten in der Zahl der Kerne eines Pollenkorns begegnet sind.

V. Fertige Pollenkörner. Die Mehrkernigkeit kann sich, wie aus dem Vorausgegangenen hervorgeht, in verschiedener Weise manifestieren, einige wenige große Kerne (Fig. 60 unten), ein großer und einige kleine Kerne (Fig. 60 oben) und dazwischen alle nur denkbaren Übergänge, die ich wohl nicht abzubilden brauche. Ich wär hier gerne der Kernplasmarelation etwas nachgegangen, für deren Studium das Objekt an und für sich nicht ungeeignet ist, aber die Unsicherheit, ob man wirklich immer auf dem betreffenden Mikrotomschnitt den größten Durchmesser des Pollenkorns angetroffen hat, und die Tatsache, daß gerade hier die lose in der Antherenhöhlung liegenden Pollenkörner nicht immer eine zuverlässige Serienschnittbetrachtung erlauben, haben mich bewogen, davon abzusehen.

Im fertigen Pollenkorn können dann Verschmelzungen einzelner Kerne stattfinden. Ich glaube Fig. 61, die einen Schnitt durch ein schon mit der Exine versehenes Pollenkorn darstellt, in diesem Sinne deuten zu dürfen und das umso mehr, als in reifen Antheren die einkernigen Pollenkörner (Fig. 62) überwiegen und auf meinen Mikrotomschnitten sich kaum mehr von denen des *Aegilops ovata* (Fig. 64) unterscheiden. Das Zurückziehen des plasmatischen Wandbelegs ist in beiden Fällen auf die Fixierung zurückzuführen. Die fertigen Pollenkörner sind ihr gegenüber viel empfindlicher als wie die Pollenmutterzellen.

Um die Frage zu entscheiden, ob sich in den Pollenkörnern des Bastards eine Teilung in eine vegetative und generative Zelle abspielen kann, wie das von Rosenberg am *Drosera*-Bastard beobachtet worden ist, müßte noch älteres Material fixiert werden, das mir bei der vorliegenden Untersuchung aus öfters erwähnten Gründen gemangelt hat.

### 3. *Aegilops speltaeformis*.

Die Pflanzen sind aus Samen gezogen, die vom botanischen Garten in Madrid stammen. Sie figurierten im dortigen Samenverzeichnis als *Aegilops triticoides*, ein Name, der nach der oben gegebenen Godron-schen Definition sicher falsch ist. Denn es handelt sich um meinen Bastarden ähnliche, aber durchaus fertile, mit gutem stärkereichen Pollen versehene Pflanzen und als eines der wichtigsten Merkmale von *Aegilops triticoides* wird ja immer die Pollensterilität angeführt. So viel ich

gesehen habe, sind die einzelnen Pflanzen — ich habe im letzten Sommer etwa ein Dutzend kultiviert — unter sich kaum verschieden.

Während der Niederschrift habe ich Gelegenheit die eben (23. Mai) aufgeblühten Pflanzen noch einmal zu durchmustern. Ein Vergleich mit dem mir gerade zur Verfügung stehenden ziemlich reichlichen hauptsächlich in Südfrankreich und Italien gesammelten Material des Basler Herbar hat mir gezeigt, daß wohl nur *Aegilops triticoides* oder *speltaeformis* in Betracht kommen kann. Von meinen Bastarden unterscheiden sich die Madrider Pflanzen durch eine etwas stärkere Wölbung der Hüllspelze, sonst durch kein wesentliches Merkmal. Es war hauptsächlich der Mißerfolg meiner Rückkreuzungsversuche, der mich veranlaßt hat, auch von diesen Pflanzen Material zu fixieren, in der Hoffnung, es werden sich hier für das Studium des *Aegilops*-Weizenproblems weitere Anhaltspunkte gewinnen lassen.

Es sei gleich vorausgeschickt, daß hier nichts in der Reduktionsteilung, deren heterotype und homoeotype Phase ich studieren konnte, auf den hybriden Ursprung dieser Pflanzen hinweist.

Auch hier ergeben sich mir für die Prophase dieselben oben weiter ausgeführten Deutungen, nur daß ich nicht so viele einzelne Stadien in meinen Präparaten vorgefunden habe. In Fig. 65 sehen wir das Zygonema, Fig. 66 das auch hier aus dünnen Fäden zusammengesetzte Pachynema, in 67 das Strepsinema. In Fig. 68 tritt uns der Beginn der Diakinese entgegen, während wir in Fig. 69, wo die Kernmembran schon der Auflösung anheimfällt und sich bereits Spindelfasern auszubilden anfangen, die Gemini beobachten können.

Ihre dicken gedrungenen Gestalten fallen uns auf. Sehon hier sehen wir Anklänge an *Triticum*. Aber ganz deutlich ist diese Ähnlichkeit in der Metaphase (Fig. 70 und 72). Man vergleiche etwa damit Fig. 9 und 12 (*Triticum*) und 1 und 2 (*Aegilops*) und man wird zweifellos die gedrungenen *Triticum*-Chromosomen wieder erkennen. Der Anblick der beginnenden Anaphase (Fig. 73) und der Telophase (Fig. 74) kann uns in unserer Auffassung nur bestärken.

Meine Präparate waren trotz ihrer geringen Zahl so gut gelungen, daß mir eine genaue Chromosomenzählung hier sehr leicht war. Verklebungen, die bei *Triticum* und *Aegilops ovata* häufig sind, störten hier viel weniger. In Fig. 71 ist eine Polansicht der heterotypen Spindel (man wolle zum Vergleich Fig. 2 und 14, Bally 1912 heranziehen) zu sehen, die Zahl der Chromosomen läßt sich eindeutig auf sechs bestimmen. Als weitere Bestätigung kann die im Schnitt vollständig getroffene

Spindel von Fig. 72 und dann besonders auch noch ein Querschnitt durch die homoeotype Teilung in Fig. 76 dienen. In Fig. 75 sehen wir den die Tetradenbildung vorbereitenden Schritt, auch hier wieder dieselben gedrungenen Gestalten. Schließlich seien, hauptsächlich um einen Vergleich mit der Größe der Pollenkörner von *Aegilops ovata* herbeizuführen, einige im gleichen Alter stehende, mit Exine versehene Pollenkörner abgebildet (Fig. 77).

#### 4. Vergleichung der Kerngrößen.

Die bekannten Untersuchungen Boveris, der eine Proportionalität zwischen der Chromosomenzahl und der Kernoberfläche, die sich durch alle Zellenfolgen hindurch erhält, nachweisen konnte, waren auch schon für Botaniker verschiedentlich die Veranlassung, dieser Korrelation bei Pflanzengattungen mit verschiedenchromosomaligen Spezies nachzugehen.

So hat Gates für die Önotheren nachgewiesen, daß sich die Kernvolumina der 14-chromosomaligen *Oenothera gigas* zu denen der 7-chromosomaligen *Oenothera Lamarckiana* wie 1 : 2 verhalten. Und Tischler konnte für die verschiedenen Musarassen, die 8, 16 und 24 Chromosomen haben, das Verhältnis der Kernvolumina auf 314 : 636 : 912 also ungefähr auf 1 : 2 : 3 bestimmen. In diesen Angaben liegt ein gewisser Widerspruch zu den Boverischen Befunden, der bei Seeigeln Proportionalität der Oberflächen und nicht der Volumina gefunden hatte. Eine plausible Erklärung für diesen Widerspruch findet sich bei Tischler (1910).

Wir werden für die beiden erwähnten Fälle (*Oenothera* und *Musa*) in der Annahme, das Volumen der chromatischen Substanz habe sich in den bi- und trivalenten Rassen verdoppelt oder verdreifacht, wohl nicht fehlgehen, trotzdem ein Beweis dafür noch fehlt. Und es werden sich dementsprechend die Volumina der Kerne proportional verändert haben.

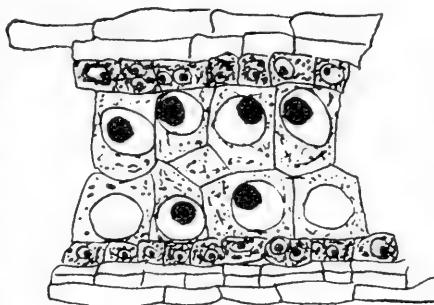
Keine Volumenzunahme der chromatischen Substanz konnten Farmer und Digby an dem plötzlich die doppelte Chromosomenzahl aufweisenden fertilen Primelbastard *Primula Kewensis* nachweisen. Ihre sorgfältig durch Addition der Chromosomenvolumina gemessenen Gesamt-volumina ergaben als Totalvolumen für die 9 chromosomaligen sterilen Pflanzen 14,65 c $\mu$  für die 18 chromosomaligen fertilen Bastarde 14,71 c $\mu$ , also eine wohl zu vernachlässigende Differenz. Die Kernvolumina verhielten sich wie 5 : 4.

Ich habe oben die Gründe angeführt, die mir bei meinem Objekt eine Volumenmessung der Chromosomen als unstatthaft erscheinen lassen.

Hingegen steht einer Messung der Kerngrößen weiter nichts im Weg und ich bin umso lieber an diese Arbeit gegangen, als schon Gates bei Besprechung meiner früheren Publikation die Wünschbarkeit solcher Messungen betont hatte.

Viele vergleichende Betrachtungen von somatischen und generativen Kernen haben auch mich wie früher Gates und Tischler dazu geführt, als günstigstes Stadium für derartige Messungen die Synapsis zu wählen, und zwar habe ich gesehen, daß die besten Vergleiche sich ziehen lassen, wenn man Messungen in dem in Fig. 19 abgebildeten Zustand der höchsten Kontraktion, in dem sich das Chromatinnetz beinahe undifferenzierbar um den Nucleolus geballt hat, vornimmt. Die Textfig. 4, die einen Teil eines Schnittes durch eine Anthere darstellt, läßt erkennen, daß man in diesen Kernen leicht meßbare Gebilde vor sich hat. Um allzu komplizierte und unzuverlässige Rechnungen zu vermeiden, habe ich ausschließlich vollständig kugelig oder nur ein wenig ellipsoidische Nuclei herbeigezogen. An der Basis und an der Spitze finden sich immer einige Kerne, die wohl durch Druckverhältnisse ellipsoidisch deformiert sind. Diese wurden nicht berücksichtigt.

Vom *Triticum vulgare*, *Aegilops ovata* und von dem Bastard wurden genügend meßbare Pollenmutterzellen gefunden, für *Aegilops speltaformis* war ich auf etwas spätere Stadien, bei denen schon das Zyonema sich auszuspinnen beginnt, angewiesen. Aus meiner Tafel geht hervor, daß solche zygonematischen Kerne eher etwas größer geworden sind, es ist also der dort gewonnene Wert sicher etwas zu hoch. Die Gesamtzahl meiner Messungen beträgt für *Triticum vulgare* 108, für *Aegilops ovata* 129, für den Bastard 97, für *Aegilops speltaformis* 37, Zahlen, die mit Ausnahme der letzten eine Behandlung nach den Methoden der Variationsstatistik erlauben. Ich möchte dabei besonderen Wert auf die Berechnung der Standardabweichung  $\sigma$ , bekanntlich des besten Maßes für die Variabilität, legen und ich glaube daraus, daß dieser Wert bei dem Bastard eine sogar etwas niedrigere Größe als bei den Eltern erreicht, den Schluß ziehen zu dürfen, daß sich bis zur Synapsis noch



Textfig. 4.  
Längsschnitt durch eine junge Anthere  
des Bastardes. Pollenmutterzellen in  
vollendet Synapsis.

keine die Kerngröße beeinflussenden Störungen, die ihre Ursache in der Zusammenkunft verschiedenelterlichen Chromatins haben, nachweisen lassen, ein Schluß, der ja auch auf anderem Wege gewonnen werden kann und auf den schon das gute und normale Gedeihen der Bastardpflanzen hinweist.

Die übrigen Folgerungen ergeben sich aus den folgenden Tabellen. Gemessen wurde der Durchmesser mit einem Okularmikrometer, dessen Teilstriche in einem bei der betreffenden Vergrößerung  $4\ \mu$  entsprechenden Entfernung voneinander stehen. (Zeißsches Mikroskop. Meßocular 2, Objektiv DD.) Abstände von  $2\ \mu$ , die die Grundlage für die Einteilung in Klassenvarianten gaben, ließen sich mit aller Zuverlässigkeit abschätzen. Der Mittelwert ( $M$ ) und die Standardabweichung ( $\sigma$ ) wurden nach der von Lang gegebenen, so überaus instruktiven Anleitung nach den Formeln

$$M \pm m = A + \frac{\Sigma p a}{n} \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \text{ und}$$

$$\sigma \pm m_\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b} \pm \frac{\sigma}{\sqrt{2n}} \text{ berechnet.}$$

### 1. *Aegilops ovata*.

Klassen in $\mu$	12	14	16	18	20	22
Anzahl der Individuen	4	15	66	32	11	1

$$M \pm m = 16,53 \pm 0,16 \quad \sigma + m_\sigma = 1,82 \pm 0,18.$$

### 2. *Triticum vulgare*.

Klassen in $\mu$	12	14	16	18	20	22
Anzahl der Individuen	8	19	45	16	12	1

$$M \pm m = 16,26 \pm 0,19 \quad \sigma + m_\sigma = 2,02 \pm 0,14.$$

### 3. *Triticum vulgare* ♀ × *Aegilops ovata* ♂.

Klassen in $\mu$	12	14	16	18	20	22
Anzahl der Individuen	5	16	60	12	6	0

$$M \pm m = 16,21 \pm 0,16 \quad \sigma \pm m_\sigma = 1,61 \pm 0,12.$$

4. *Aegilops speltaeformis*.

Klassen in $\mu$	8	10	12	14	16
Anzahl der Individuen	3	5	22	6	1

$$M \pm m = 11,84 \pm 0,28 \quad \sigma \pm m_\sigma = 1,76 \pm 0,20.$$

Aus den gegebenen Zahlen geht hervor:

1. *Triticum vulgare*, *Aegilops ovata* und der Bastard geben für M ziemlich identische Werte. Die doppelte Chromosomenzahl bedingt also bei *Aegilops* keine Vergrößerung des Kernvolumens. Diese Tatsache glaube ich am besten zu erklären, indem ich das geringere Volumen des *Aegilops*-Chromosoms zu Hilfe ziehe. Ich habe ja bis dahin immer darauf gezielt, zu zeigen, daß die *Aegilops*-Chromosomen schmäler sind als die von *Triticum* und wenn das nicht immer gut zum Ausdruck kommt, so hängt das eben damit zusammen, daß auch bei *Triticum* die Breite der Chromosomen eine den Regeln der Variabilität unterworffene Größe ist. Wir könnten somit ein Weizenchromosom gleich zwei *Aegilops*-Chromosomen setzen und so wird auch das Resultat bei dem Bastard verständlich, der seinen Ursprung dem Zusammentritt einer 8-chromosomigen Weizen- mit einer 16-chromosomigen *Aegilops*-Sexualzelle verdankt und bei dem also a priori keine andern Kernvolumina zu erwarten waren.

Ich bin also hier auf dem Wege vergleichender Kernvolumenmessungen zu demselben Resultate gelangt, das Farmer und Digby durch ihre Berechnung des Gesamtvolumens der Chromosomen erreicht haben. Wir werden auch in unserm Beispiel zu der Annahme bewogen, daß ein *Triticum*-Chromosom zwei *Aegilops*-Chromosomen in seinem Volumen gleich zu setzen sei. Nur haben wir in unserem Fall durchaus keinen Grund anzunehmen „that the doubled number of chromosomes may be attributed to a transverse fission of the normal chromosomes“. *Triticum vulgare* und *Aegilops ovata* stehen in keinem für uns irgendwie erkennbaren phylogenetischen Verhältnis zueinander. Wir können auf Grund unserer systematischen Kenntnisse nichts anderes tun, als wie die beiden Arten als etwas Gegebenes zu betrachten. Ich schreibe diese für die meisten Leser wohl selbstverständliche Betrachtung nur, damit nicht etwa gelegentlich meine Befunde in dem Sinne ausgelegt werden, als ob ich aus meinen Messungen auf einen genetischen Zusammenhang der beiden Arten, für den jeder Anhaltspunkt fehlt, plädieren wollte.

2. Ganz anders liegen die Dinge bei *Aegilops speltaeformis*, die sechs haploide Chromosomen aufweist. Da ist  $M = 11,838$ , eine Zahl, die wie gesagt etwas zu hoch gegriffen sein dürfte. Wenn wir dennoch auf 12 abrunden, so ergeben sich die Verhältnisse von Kerndurchmesser bei *Aegilops speltaeformis*: Kerndurchmesser beim Weizen wie 12 : 16 oder wie 3 : 4, mithin wäre hier der Durchmesser oder auch  $\frac{D}{2} = \text{Radius}$  direkt proportional der Chromosomenzahl, während sich die Kernoberflächen wie 9 : 16, die Kernvolumina wie 27 : 64 verhalten. Darin liegt ein offensichtlicher Widerspruch sowohl zu den Boerischen als auch zu den Resultaten der von mir zitierten Botaniker. Eine Erklärung dafür vermag ich nicht zu geben. Die gewonnenen Werte für *Aegilops speltaeformis* sind wie gesagt eher etwas zu hoch als zu niedrig gegriffen. Eine Vergleichung mit der (sicher falschen) Annahme, ein Chromosom von *Aegilops speltaeformis* sei einem von *Aegilops ovata* gleichzusetzen, könnte eher zu einem Resultat führen. Wir hätten dann für die Chromosomenzahlen die Proportion 16 : 6, für die Kernoberflächen 16 : 9 und für die Volumina 64 : 27, was von dem zu fordern den Wert 16 : 6 oder  $4 \times (16 : 6) = 64 : 24$  nicht allzuweit entfernt ist. Dieser Deutung steht aber die ganz prononcierte *Triticum*-Gestalt der Chromosomen entgegen. Ich erwarte erneute und zahlreichere Messungen werden noch dazu beitragen, diesen Widerspruch zu lösen. Aber auch dafür hoffe ich sehr, nicht mehr auf die Madrider Pflanzen, sondern auf eine selbstgezogene ♂ RF<sub>2</sub>-Generation greifen zu können.

#### IV. Diskussion.

Aus meinen in den beiden vorangehenden Kapiteln geschilderten Befunden und aus der Durchsicht der, wenn schon aus den Zeiten vor dem Mendelismus stammenden, aber dennoch recht viele zuverlässige Beobachtungen bietenden Literatur ergeben sich einige für die Zelllehre und für die Vererbungswissenschaft wichtige Schlußfolgerungen, die in den folgenden Abschnitten besprochen werden sollen.

#### 1. Individualität der Chromosomen und Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins im Bastard.

In dem untersuchten Bastard *Triticum vulgare* ♀ × *Agilops ovata* ♂ glaube ich ein Objekt gefunden zu haben, das einer von den eine

Individualität der einzelnen Chromosomen postulierenden Forschern gestellten Anforderung entspricht, nämlich der, daß sich die elterlichen Chromosomen durch alle Zellteilungsfolgen hindurch bis zur Bildung der Keimzellen als ganze Individuen nachweisen lassen sollen.

Die Beweise, die wir für die Individualitätstheorie aus dem Studium unserer Präparate schöpfen können, sind verschiedener Natur:

1. Die von Rosenberg, Overton, Laibach, Frisendahl (Literatur s. bei Tischler 1915) und andern so eingehend studierten Fälle, in denen sich eine „Einheit“, die von Overton zum erstenmal als „Prochromosom“ bezeichnet wurde und für die Tischler (1915) im Anschluß an Lundegårdh den Ausdruck „Karyosom“ gebraucht hat, auch im ruhenden Kern in der gleichen Zahl nachweisen läßt, wie sie uns wieder bei den Chromosomen begegnet, seien als erster Beweis erwähnt. Ich habe oben auseinandergesetzt, daß sich bei meinem Objekt wohl aus rein färbetechnischen Gründen dieser Nachweis nicht so leicht führen läßt und daß wir also mehr auf andere Beweisgründe angewiesen sind.

2. Die Zahl der Chromosomen, die in einem Bastard gleich sein soll der Summe der haploiden Elternchromosomen. Ich habe schon des öfteren auf die bedauerliche Tatsache hinweisen müssen, daß sich in den vegetativen Mitosen die Chromosomenzahl nicht mit Sicherheit feststellen läßt. Auch bei den Elternpflanzen bin ich nie zu ganz sicheren Resultaten gelangt, während die haploiden Zahlen wohl ziemlich sicher als 8 und 16 feststehen. Die Zahl 8 für Weizen ist von M. Körnicke und Nakao bestätigt. Es wurde ferner schon erwähnt, daß ich bei sicheren Zählungen in der ersten Reifeteilung des Bastards auf mindestens 12 als haploide Zahl gestoßen bin. Fig. 46, die eine etwas schief angeschnittene Telophase darstellt, und deshalb eine Aufsicht auf die in einer optischen Ebene liegenden, schon homoeotyp gespaltenen Chromosomen gibt, läßt die Zahl 12 mit aller Sicherheit erkennen. Wo sich höhere Zahlen finden, da glaube ich dieses Vorkommen mit einer somatischen Teilung ungepaart gewesener *Aegilops*-Chromosomen erklären zu können. Darauf werde ich noch im nächsten Kapitel zu sprechen kommen.

3. Als wichtigstes Argument für die Individualitätstheorie möchte ich aber anführen, daß es hier meines Wissens für das Pflanzenreich zum erstenmal gelungen ist, in den Reifeteilungen des Bastards die väterlichen und mütterlichen Chromosomen durch Form- und Größenunterschiede auseinander halten zu können. Rosenberg will bei seinem *Drosera*-Bastard auch schon ähnliches gesehen haben, er schreibt:

„Einige der Chromosomen sind deutlich größer als die andern, was ich an zahlreichen Kernplatten gesehen habe. Vielleicht könnte es darauf beruhen, daß einige der Chromosomen sich von den Enden, andere von der Seite zeigen. Es scheint mir jedoch nicht unmöglich, daß die Verschiedenheit der Chromosomen auf die Beschaffenheit der Elternchromosomen zurückzuführen ist. Die Verschiedenheit der Chromosomen ist allerdings nicht besonders groß, ich habe mich aber bemüht, die Größe so naturgetreu wie möglich bei sehr starker Vergrößerung abzuzeichnen. Indessen will ich nicht allzuviel Gewicht auf die Verschiedenheit legen. Für die Chromosomenindividualität in gewisser Bedeutung genommen, ist ein solches Verhalten der Elternchromosomen von nicht geringem Interesse, wie ich später zeigen werde.“ In der Reduktionsteilung konnte allerdings die Abstammung der 10 überschüssigen Chromosomen von *Drosera longifolia* nur aus dem Ausbleiben der Geminibildung erschlossen werden.

Ich bin mir nun völlig klar darüber, daß ein so bedeutungsvoller Fund mit der nötigen Kritik beurteilt werden soll. In seinem von allen Zytologen dankbar begrüßten Sammelreferat hat Tischler (1915) letzthin alles, was wir über „Chromosomenform“ wichtiges wissen, zusammengestellt. Allzu reich ist die Ernte dabei nicht ausgefallen. Daß Ernährungseinflüsse bei der Formbildung eine Rolle spielen können, scheint in manchen Fällen festzustehen, daß anderswo die Form etwas genotypisch Festgelegtes, von Außenumständen wenig Beeinflußbares ist, wurde von zoologischen Forschern wie Montgomery und Baltzer (zitiert nach Tischler) behauptet. Es müßte nun in unserem Fall doch sehr auffallend sein, daß in ein und derselben Zelle die einzelnen Chromosomen im Zufluß der Nahrung so verschieden bedacht werden sollten, daß daraus Größenunterschiede wie die in Fig. 41 dargestellten resultieren sollten, und es wäre auch nicht recht ersichtlich, warum sich solche auffallenden Differenzen gerade nur in den Pollenmutterzellen dieses einen Bastards — denn bei andern Pflanzenhybriden wurde, so viel ich weiß, nichts Ähnliches gefunden — kundtun sollten. Ich muß da schon sagen, daß mir, bevor nicht in irgendwelchen Ernährungsversuchen ähnliches nachgemacht worden ist, die Anschauung, daß die dicken Chromosomen von *Triticum* herstammen, eine viel größere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben scheint, als wie eine auf verschiedene Nahrungszuflüsse zurückgreifende Erklärung. Eine weitere Stütze meiner Annahme erblicke ich in der Tatsache, daß sich aus der Zahl der dicken Chromosomen keine Widersprüche für meine Anschauung er-

geben. Daß die gewünschten acht nicht überall zu finden sind, hängt eben damit zusammen, daß die Breite der *Triticum*-Chromosomen eine den Gesetzen der Variation gehorchende Größe ist und daß die schmalsten Formen von *Triticum* oft gleich breit sind wie die breitesten von *Aegilops*. Daß in jeder meiotischen Spindel sich diese Differenzen nachweisen lassen sollen, ist zu viel verlangt. Als störende Momente können die stark gekrümmten und umgebogenen Formen, ferner die sehr früh eintretende homoeotype Spaltung und schließlich die für Bastarde vom Schema  $2x + x$  charakteristische Spaltung überzähliger *Aegilops*-Chromosomen eingreifen.

Wenn wir uns nach Beispielen umsehen, wo sich ähnliche Differenzen der Chromosomenformen vorfinden, so werden wir für das Pflanzenreich etwas enttäuscht sein. Es wären da einmal die eigenartigen von Nawaschin beschriebenen, bei der unregelmäßigen Teilung der Pollentetraden von *Tradescantia virginica* auftretenden Chromatin-nukleolen zu erwähnen, die an die Heterochromosomen der Insekten erinnern. Darüber und über die von Nawaschin und Tschernoyarow bei *Galtonia* und *Muscaria* gefundenen Trabantenchromosomen kann man sich bei Tischler (1915) orientieren. Es handelt sich jedenfalls auch da um chromosomenartige Gebilde, die als selbständige Individualitäten in allen Kernteilungen zu erkennen sind.

Besonders erwähnenswert scheint mir dann der von Gates und Thomas studierte Fall der *Oenothera mut. lata* zu sein, wo das *lata*-Merkmal auf das engste mit dem Vorhandensein von 15 Chromosomen verkettet ist, während *O. Lamarkiana* bekanntlich nur 14 Chromosomen hat. Bei der Reduktionsteilung sehen wir nun deutlich, wie sich das eine überzählige Chromosom durch seine Form und auch dadurch, daß es sich bei der heterotypischen Teilung manchmal in unregelmäßiger Weise auf die Tochterkerne zersplittert, unterscheiden läßt (so z. B. Fig. 47 u. 48 bei Gates und Thomas). Auf den Prozeß der somatischen Teilung überzähliger Chromosomen werde ich noch zu sprechen kommen. Hier möchte ich nur auf die aus den betreffenden Figuren klar zu erkennenden Formverschiedenheiten hinweisen.

Im Tierreich finden wir hingegen viel zahlreichere Analogien, in denen sich auch durch ihre Form verschiedene, irgendwelche Eigen-schaften bestimmende Chromosomen haben nachweisen lassen. Die in den letzten Jahren stark angeschwollene Literatur über geschlechts-bestimmende Heterochromosomen, die sich in vielen Fällen durch deutliche Größen- und Formenunterschiede zu erkennen geben, sei hier

unter Hinweis auf die Zusammenfassungen von Goldschmidt, Doncaster und Wilson nur nebenbei erwähnt.

Von ganz besonderer Bedeutung für uns sind aber die von manchen Zoologen mit der deutlichen Absicht das Verhalten des verschieden-elterlichen Chromatins zu studieren unternommenen Kreuzungsversuche. Als älteste für uns wichtige Arbeit möchte ich den Aufsatz von Moenkhaus nennen. Moenkhaus hat an Fischbastarden, die er durch Befruchtung von Eiern des *Fundulus heteroclitus* mit Sperma von *Menidia notata* und umgekehrt erzeugte, die Kernteilungen in den ersten Furchungsstadien untersucht und gefunden, daß sich in ihnen die langen *Menidia*-Chromosomen mit aller Deutlichkeit von denen des *Fundulus* unterscheiden lassen. Eine seiner bezeichnendsten Abbildungen hat über Haecklers Vererbungslehre den Weg in das Handwörterbuch der Naturwissenschaften gefunden, wo sie den meisten Lesern wohl auch zugänglich sein wird (Bd. X, S. 848). Sie ist allerdings auf dieser Wanderung durch nachträgliche Vergrößerung des Originals etwas „zu schön“ geworden, aber sie kann uns deshalb doch zu einem Vergleich mit meiner Figur 41, auf die ich schon oft hinweisen mußte, dienen. Beiden Fällen ist nämlich gemeinsam die verschiedene Wanderungsgeschwindigkeit des väterlichen und des mütterlichen Chromatins, nur ist bei mir das Vorauseilen der *Triticum*-Chromosomen deutlicher zu sehen, als wie dort der gleichsinnige Vorsprung der *Menidia*-Chromosomen.

Anschließend sei auf die Arbeiten von Baltzer und von Kuppelwieser hingewiesen. Baltzer (1910) ist es bei Seeigelkreuzungen z. B. in der Furchungsspinde des Bastards *Sphaerechinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ gelungen, die verschiedenen elterlichen Chromosomen an ihrer Form und Größe zu erkennen. Im Verlauf der Entwicklung findet bei den verschiedenen Kreuzungen in verschiedenen Lebensaltern eine Elimination einzelner Chromosomen statt, die sich im Zurückbleiben einzelner, keine Spaltung mehr vollziehender Elemente äußert. Ich kann nicht umhin, den Weg zur Erklärung, den Baltzer für diese Elimination vorschlägt, hier wörtlich zu zitieren (S. 592): „Wie ich zu Anfang der Diskussion betont habe, ist es ein Grundzug der Elimination der Sphaer. ♂-Bastarde, daß nur Chromosomen des Spermakerns ausgeschaltet werden. Bei der Bastardierung wird der Spermakern in ein ihm fremdes Plasma verpflanzt. Nun bestehen zwischen Kern und Plasma gewisse Relationen. Wie eng diese sind, geht schon daraus hervor, daß das Chromatin, dessen Menge sich während der Furchung um ein vielfaches vermehrt, nur aus dem Plasma seinen Substanzbedarf

beziehen kann. Die Chromosomen sind in ihrem Entwicklungszyklus vom Plasma, in dem sie sich befinden, abhängig. Es liegt nahe hier die Ursache für die Eliminierung zu suchen. Im normalbefruchteten Ei begegnen die Beziehungen zwischen Spermakern und Plasma keinen Schwierigkeiten. Die beiden Komponenten sind aufeinander abgepaßt und zwar, wie wir wohl annehmen dürfen, für jede Spezies in verschiedener Weise. So läßt es sich verstehen, daß die Beziehungen, welche für die normale Entwicklung der Chromosomen notwendig sind, zwischen den Sphaer.-Chromosomen und dem Strong.-Plasma nicht hergestellt werden können. Warum sich diese Störung freilich gerade in der Unfähigkeit zur Spaltung äußert, bleibt unerklärt.“

Wir sehen aus dem Zitierten, daß also auch Baltzer dazu neigt, im zellmechanischen (oder vielleicht zellchemischen) Geschehen die Ursache für das Zurückbleiben der väterlichen Chromosomen zu erblicken. Er gelangt zu einer ganz ähnlichen Auffassung, wie ich sie oben für das Zurückbleiben der *Aegilops*-Chromosomen in der Fig. 42 ausgesprochen habe (Seite 203—204). Von einer „Elimination“ kann ich in den Sexualzellen meines Bastardes allerdings nicht sprechen, denn wir haben ja gesehen, daß auch die zurückbleibenden Chromosomen nach einiger Zeit nachwandern und mit den ihnen vorausgeeilten Weizenchromosomen oder für sich allein in Kernverbände eintreten können.

Wenn wir die Analogien zwischen den Baltzerschen Seeigelkreuzungen und meinem *Triticum-Aegilops*-Bastard noch weiter ausspinnen wollen, so könnte ja vielleicht auffallen, daß überall da, wo ein Vorauseilen der einen Elternchromosomen stattgefunden hat, es die *Triticum*-Chromosomen sind, die zuerst die Pole erreichen, also auch hier die mütterlichen (der Bastard war ja *Trit.* ♀ × *Aeg.* ♂) Chromosomen, während die väterlichen wie die vom Spermakern abstammenden in den Baltzerschen Echinidenkreuzungen zurückbleiben. Sollte sich der inverse Bastard, das von Godron und Grönland und auch von mir erzeugte *Aegilops triticoides* vielleicht umgekehrt verhalten? Wahrscheinlich will mir das nicht vorkommen aus Gründen, die ich weiter unten anführen werde, aber ich glaube doch, daß man diese Möglichkeit rein diskutierend erwägen kann, um so mehr als auch Moenkhaus bei Besprechung seiner *Menidia*-Kreuzung, wo ebenfalls eine raschere Wanderung der mütterlichen Chromosomen gefunden wurde, sagt: „This somewhat tardy migration of the larger chromosomes may be caused by their not being in the native cytoplasm, for in the reciprocal cross where the conditions are reversed this difference in the rate of migration does not

obtain“, also schon früher zu ähnlichen Erwägungen wie Baltzer gelangt ist.

Schließlich seien in diesem Zusammenhang die interessanten Versuche Kuppelwiesers erwähnt, dem es gelungen ist, Seeigeleier, die mit stammfremden Spermien besamt wurden, zur Weiterentwicklung zu bringen. Die betreffenden Eier waren befruchtet und es hatte in den meisten Fällen eine Kernverschmelzung stattgefunden. Auch hier läßt sich das väterliche Chromatin allerdings nicht in Form distinkter Chromosomen, sondern als formlose Klumpen nachweisen und wird als solches oft noch auf die ersten Blastomeren mit verteilt. Nur nebenbei soll angefügt werden, daß sich auch in den Arbeiten von Baltzer und Kuppelwieser zahlreiche Bilder finden lassen, die Kleinkernbildung aus einzelnen Chromosomen zeigen, die durchaus an das erinnern, was von mir und anderen bei der Keimzellenbildung der Pflanzenbastarde gefunden wurde.

Diese kleine Auswahl aus der zoologischen Literatur möge genügen. Ich möchte nur noch betonen, daß die Störungen bei den tierischen Objekten auf den ersten Stadien der Keimentwicklung gefunden wurden, während sie sich in unserm Fall erst bei der Geschlechtszellenbildung abspielen. Wie wir im folgenden Kapitel sehen werden, bemühen sich heute eine ganze Anzahl Botaniker und Zoologen, die Unregelmäßigkeiten, die sich im Verlauf der Meiosis der Hybride ereignen, auf eine mangelhafte Konjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen während der Diakinese zurückzuführen. Ich halte diese Bemühungen, wie ich gleich zeigen werde, für sehr verheißungsvoll. Aber ich sehe in dieser sich im Ausbleiben der diakinetischen Konjugation äußernden mangelnden Affinität nicht die einzige Ursache der beobachteten Irregularitäten und ich glaube gezeigt zu haben, daß das verschiedene Verhalten der väterlichen und mütterlichen Chromosomen beim Mechanismus der meiotischen Karyokinesen nicht außer acht gelassen werden darf. Wenn bis dahin von diesem Verhalten noch nicht viel die Rede gewesen ist, so hängt das eben einzig damit zusammen, daß bis jetzt noch meines Wissens in keinem Fall eine so klare Unterscheidung der väterlichen und mütterlichen Erbbestandteile in den Reifungsteilungen eines Bastards möglich gewesen ist.

## 2. Geschlechtszellenbildung bei Hybriden.

Die kürzlich erschienene Arbeit von Rosenberg (1917) über die Zytologie der Hieracienbastarde, die ich schon des öfteren zitierten

mußte, bringt für jeden, der sich mit Bastardkeimzellenbildung beschäftigt, Neues und Wichtiges. Es wird darin gezeigt, daß sich die Hieracien der Untergattung *Pilosella* von denen der Untergattung *Archhieracium* in bezug auf die meiotischen Teilungen der Pollenmutterzellen prinzipiell verschieden verhalten.

Die Untergattung *Pilosella* zeigt bei ihren von verschiedenenchromosomigen Eltern abstammenden Hybriden ein Verhalten, das durchaus an das früher von Rosenberg bei dem *Drosera*-Hybrid beobachtete  $2x + x$ -Schema erinnert.  $x$ -Chromosomen des  $2x$ igen Elters konjugieren mit den  $x$ -Chromosomen des  $1x$ igen andern Elters und  $x$  bleiben unkonjugiert zurück. Es zeigen sich nun aber alle möglichen und denkbaren Abstufungen im Verhalten der unkonjugiert gebliebenen  $x$ -Chromosomen, indem diese entweder als ganze aber deutlich längsgespaltene Chromosomen in den einen oder den andern Tochterkern gelangen können oder indem sie sich außerhalb des Tochterkerns zu Zwergkernen umbilden, wie das ja bei *Drosera* der Fall war, oder sie spalten sich schon im Äquator längs und die Längshälften gelangen an die Pole. Diese verfrühte Längsspaltung kann sich als ein Vorausseilen der homoeotypen Teilung erweisen oder als ein rein somatischer Vorgang und es können dann schon einmal längsgespaltene Chromosomen in der homoeotypen Teilung nochmals durchschnürt werden. Auf diese Weise können alle möglichen Chromosomenzahlen in die Gametenkerne gelangen.

Ganz andere Verhältnisse traten Rosenberg bei den Archhieracien entgegen, die 27 Chromosomen aufwiesen und wo er 18 Gemini und 9 ungepaarte Chromosomen zu sehen erwartete. Hier blieb nämlich die Geminibildung überhaupt aus oder es vereinigten sich nur einzelne Chromosomen zu Geminis. Bei der Kernteilung können nun in den verschiedenen untersuchten Formen verschiedene Prozesse sich abspielen. Im einfachsten Fall verteilen sich die Chromosomen auf der Spindel und werden auf die beiden Pole repartiert, also ein Prozeß, der im Prinzip zu demselben Resultat führt wie eine gewöhnliche heterotype Teilung, nur daß eben das charakteristische Stadium der Geminibildung unterblieben ist. Rosenberg bezeichnet diesen Typus als halbheterotypische Teilung und beschreibt von ihm im weiteren interessante Modifikationen. Es kann nämlich entweder noch zur Ausbildung der heterotypen Spindel kommen, die Spindelbildung wird aber wieder rückgängig gemacht und die Chromosomen vollziehen die homoeotype Teilung oder dieser homoeotypische Teilungsschritt wird direkt ohne vorherige Spindelbildung eingeleitet. So resultieren dann Tochterzellen, die die diploide Chromo-

somenzahl aufweisen, und es ist somit ein Übergang von der halbheterotypen Teilung zur Äquationsteilung gegeben.

So lassen sich bei Bastarden verschiedenchromosomiger Elternindividuen in bezug auf Bildung oder Nichtbildung von Gemini alle möglichen und denkbaren Übergänge vorfinden und Rosenberg weist in diesem Zusammenhang auf die von Gates, Geerts und Miß Lutz ausgeführten Untersuchungen der Oenotherenbastarde hin, wo in *O. lata* das „odd“-Chromosom sich nach Gates und Thomas ja ebenfalls somatisch spalten kann. Gates beschreibt diese Spaltung (zitiert nach Rosenberg, das 1915 erschienene Buch von Gates war mir leider nicht zugänglich) als „not a regular split but rather an irregular pulling apart transversaly, leaving a trail of chromatin behind“. Ich will erwähnen, daß ich die genannte Erscheinung auch bei der heterotypen Mitose meines Bastards öfters habe beobachten können, sie ist beispielsweise in meinen Fig. 40 (in der oberen Hälfte) und 38 b zu sehen. Ferner wird aber als besonders wichtig angesehen, daß nach Gates (1909) auch in *O. gigas* die Geminibildung sehr unvollständig ist.

Ein Rückblick auf die ältere hybridzytologische Literatur läßt mich vermuten, daß bei der von Juel (1900) und Tischler (1908) untersuchten *Syringa chinensis* auch keine vollständige Diakinese stattfindet. Allerdings konnten hier leider die Chromosomenzahlen der Eltern nicht sicher bestimmt werden. Aber die Figuren 10—12 (Tafel XVI) bei Juel, in denen Kerne in Diakinese abgebildet werden und wo nirgends Gemini zu erblicken sind, erinnern außerordentlich stark an das, was Rosenberg z. B. in seiner Fig. 19 für die halbheterotype Teilung von *Hieracium* abbildet. Tischler schreibt allerdings: „Es kommt zur Diakinese, die mir nur im Gegensatz zu Juel fast überall normal auszusehen scheint. Die Doppelstäbchen sind gut zu erkennen, meist liegen sie in nur selten = oder in anderer Stellung. Einige wenige Chromosomen scheinen auch zuweilen „ungebunden“ zu liegen, nach ihrer wenig geringen Dicke zu schließen.“ Ich glaube nach den heutigen Erfahrungen werden wir in den so verschiedenen lautenden Ausführungen dieser beiden gewieгten Zytologen keinen Widerspruch mehr zu sehen haben. Das eine und das andere kann vorkommen. Was Juel beschrieben hat, ist wahrscheinlich die Vorbereitung zu einer halbheterotypen Mitose im Sinne Rosenbergs, während sich die Tischlerschen Befunde nach dem *Drosera*-Schema werden umdeuten lassen. Sicher werden diese Deutungen allerding erst dann werden, wenn wir über die Chromosomenzahlen der Eltern und des Bastardes genaueres wissen.

Es wäre dann weiter in diesem Zusammenhang der Untersuchungen, die Farmer und Digby an dem Farn *Polypodium* Schneideri, einem Hybriden zwischen *Polypodium aureum* und *Polypodium vulgare* var. *elegantissimum* angestellt haben, zu nennen. Die Eltern haben 34—36 und 90 Chromosomen, während beim Bastard deren 95—125 auftreten. Die Sporenmutterzellen machen eine typische Synapsis durch, während sich bei der Paarung der Chromosomen in der Diakinese Unregelmäßigkeiten einstellen, die sich nicht mit der Annahme allein erklären lassen. Es würden bloß 34 Chromosomenpaare entstehen können. Etwas außerhalb dieses Zusammenhangs möchte ich auf die Fig. 32 von Farmer und Digby hinweisen, wo auch eine verschiedene Wanderungsgeschwindigkeit der Chromosomen gefunden werden kann. An beiden Polen haben sich eine ziemliche Anzahl Chromosomen angesammelt (ich schätze ihre Zahl auf 30), während der größte Teil in der äquatorialen Zone liegen geblieben ist (schätzungsweise 50). Man vergleiche damit die von mir Fig. 41—43 gegebenen Bilder.

Bevor ich auf weitere botanische Arbeiten eingehe, muß ich den Lesern dieser Zeitschrift die im 9. Jahrgang erschienene Arbeit Federleys in Erinnerung rufen, die für alle hybridzytologischen Forschungen von prinzipieller Bedeutung ist. Federleys Untersuchungen an Schmetterlingsbastarden der Gattung *Pygaera* bilden gewissermaßen ein zoologisches Gegenstück zu den Arbeiten Rosenbergs, nur daß hier das Unterbleiben der Geminibildung und die manchmal, aber nicht immer — Rosenberg weist mit Recht auf Figuren, die Federley von der Bildung der apyrenen Spermien gegeben hat — damit verbundene Spaltung der unkonjugiert gebliebenen Chromosomen die Ursache dafür ist, daß die Reduktionsteilung zu einer Äquationsteilung wird. In den primären Bastarden hat Federley gefunden, daß schon die Stadien der Synapsis unterdrückt werden und daß die vollständig unkonjugierten Chromosomen, die die Summen der Chromosomen der Elternindividuen ausmachen, auf die Tochterkerne verteilt werden. In einzelnen Fällen zeigen sich allerdings vereinzelte konjugierte Chromosomen, so daß wir hier ähnlich wie bei den Hieracien der *Pilosella*-Gruppe von einem Übergang zwischen Reduktions- und Äquationsteilung sprechen können. Die primären Bastarde sind steril, aber auch hier sind Rückkreuzungen mit den Eltern möglich. Und in dieser  $F_2$ -Generation, die ich lieber nach meiner oben angegebenen Definition als  $RF_2$ -Generation bezeichnen möchte, konjugieren die artgleichen väterlichen und großväterlichen Chromosomen, während die überschüssigen großmütterlichen unkonjugiert bleiben und sich somatisch teilen.

Wir dürfen aus den Befunden Federleys den Schluß ziehen, daß mangelhafte Affinität zwischen väterlichem und mütterlichem Chromatin die Ursache des Nichtkonjugierens der Chromosomen vor der heterotypen Teilung ist und wir dürfen wohl, wie das Baltzer (1918) letzthin in sehr instruktiver Weise auseinandergesetzt hat, diese mangelhafte Affinität gewissermaßen in Parallele setzen mit den Erscheinungen, die bei den Furchungserscheinungen mancher Bastarde beobachtet wurden und die ich im vorigen Kapitel geschildert habe. Der Verlockung, hier auseinanderzusetzen, wie sich die mangelhafte sexuelle Affinität im Pflanzenreich von der Unmöglichkeit der Keimung der Pollenschläuche über die ausbleibende Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen Kerne bis schließlich zur ausbleibenden Konjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen abstuft, nachzugehen, will ich hier, als etwas außerhalb des Rahmens dieser Arbeit fallend, widerstehen, ich werde vielleicht nächstens bei anderer Gelegenheit darauf zu sprechen kommen, hingegen muß ich hier noch hinweisen auf die vererbungstheoretischen Schlüsse, die Federley aus seinen zytologischen Befunden zieht. Er zieht sie nämlich herbei zur Erklärung der intermediären Vererbungsweise der Schmetterlingsbastarde, indem bei ausbleibender Konjugation und somatischer Spaltung der Chromosomen alle Keimzellen gleich werden und keine alternative Verteilung väterlichen und mütterlichen Chromatins mehr stattfindet. Seine experimentellen Befunde sind allerdings noch zu unvollständig, um die Vermutung Federleys genügend zu begründen, Das hängt hauptsächlich mit der Sterilität der diploidchromosomigen Sexualzellen zusammen, die aber keine absolute zu sein braucht, da ja Rückkreuzungen möglich sind.

Eine eingehende Besprechung aller Folgerungen, die wir Botaniker aus den Arbeiten Rosenbergs und Federleys ziehen sollten, sei hier nicht gegeben. Ich will hier nur so viel bemerken, daß diese Arbeiten mir auch eine starke Stütze für die von Ernst auf Grund seiner experimentellen Arbeiten an *Chara crinita* gewonnenen Auffassung über den hybrido-genen Ursprung der apogamen Pflanzen abgibt. Ich denke, die bezüglichen Anknüpfungspunkte werden in dem von Ernst angekündigten Buche eine eingehende Besprechung erfahren, so daß ich hier auf weitere Details verzichten kann<sup>1)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Anmerkung bei der Korrektur: Ist inzwischen erschienen: Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. Jena 1918. Ich kann leider auf die vielen Anknüpfungspunkte, die darin zu meiner Arbeit enthalten sind, nicht mehr eingehen.

Erwähnen muß ich noch in diesem Zusammenhang die kürzlich veröffentlichten Studien über *Digitalis*-Bastarde von Frau Gertraud Haase-Bessel. Nach den Aussagen der Verfasserin sollen die Eltern 24 (*D. purpurea*) und 48 (*D. lutea*) Chromosomen haben. Die Synapsis und die auf sie folgenden zygonematischen bis zu strepsinematischen Stadien werden in Pollenmutterzellen und Embryosackmutterzellen regulär durchlaufen, dann soll hingegen in der Diakinese eine Konjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen unterbleiben. Leider sind die Bilder, die die Verfasserin herbeizieht, so schlecht, daß man aus ihnen nicht den geringsten Schluß über die Richtigkeit der aufgestellten Behauptung ziehen kann. Ob sich die unkonjugierten Chromosomen weiterhin somatisch teilen oder ob eine halbheterotype Teilung im Sinne Rosenbergs stattfindet, geht auch weder aus dem Text noch aus den Figuren hervor. Es wäre sehr zu wünschen, daß dieser interessante Bastard noch einmal mit etwas vollendeterer Technik zytologisch erforscht würde.

Nach diesem Überblick und nach dem Ausblick, den insbesondere die Arbeit Federleys uns auf die Entstehung intermediärer Bastarde gibt, möchte ich die bei meinem *Aegilops*-Bastard gefundenen Tatsachen wiederum betrachten.

Ich muß hier mein Bedauern darüber aussprechen, daß ich gerade für das kritische Stadium der Diakinese wenig zuverlässige Bilder bieten kann. Es geht aus allem nur soviel hervor, daß sich die die Diakinese vorbereitenden Schritte in normaler Weise abspielen und daß dann im Diakinesestadium neben deutlich sichtbaren Geminis sich Einzelchromosomen vorfinden. Daß sich die Gemini je aus einem Weizen- und einem *Aegilops*-Chromosom zusammensetzen, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten. Die Formverhältnisse sprechen nicht dafür, aber wir haben oben gesehen, daß man das auch nicht gut verlangen kann. Die geforderte 8-Zahl der Gemini konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Hingegen spricht wiederum die Tatsache, daß sich in den späteren Teilungsstadien nie mehr, häufig aber weniger als 8 Chromosomen als sicher von *Triticum* herstammend ansprechen lassen, dafür, daß diese in der Diakinese konjugiert waren. Wo sich mehr als die postulierten 24 Chromosomen zeigen, da sind die überzähligen durch schlanke Gestalt ausgezeichnet und also wahrscheinlich — sicher läßt sich das ja, wie ich oben ausgeführt habe, nie behaupten — von *Aegilops* abstammend. Die heterotype Teilung kann sich in verschiedener Weise abspielen, entweder eine recht regelmäßige Verteilung von 12 Chromosomen auf jeden Pol

(Fig. 46) oder eine somatische Teilung einzelner, wohl nie aller *Aegilops*-Chromosomen und daraus resultierend eine größere als die geforderte Chromosomenzahl. Schließlich spielt das Zurückbleiben einzelner Chromosomen, die zu Zwergkernen umgeformt werden können, eine große Rolle und letzten Endes wäre zu erwähnen, daß in einigen sicher festgestellten Fällen ein Vorauseilen der Weizenchromosomen konstatiert werden konnte. Wenn wir etwas vorausblickend nach einer Erklärung für das nach den Godronschen Arbeiten geschilderte offenbar intermediäre konstante Verhalten der ♂ RF<sub>2</sub> und der von dieser durch Selbstbestäubung abgeleiteten Generationen suchen, so werden wir jetzt schon zu dem Schlusse gelangen, daß eine Erklärung nach dem *Pygaera*-Schema Federleys (somatische Spaltung aller Chromosomen in der scheinbar heterotypen Mitose) hier nicht anwendbar ist. Eine viel wahrscheinlichere Erklärung werde ich im folgenden Kapitel geben, aber ich hielt es für durchaus notwendig, mich mit dem Federleyschen Erklärungsversuch, der meiner Überzeugung nach sich für viele Fälle im Pflanzenreich wird anwenden lassen, auseinanderzusetzen.

Es mag manchem aufgefallen sein, daß ich bis jetzt noch so wenig über die Sterilität gesprochen habe, ein Thema, das doch sonst in allen hybridzytologischen Arbeiten in großer Weitläufigkeit behandelt wird. Nach meiner Meinung stehen wir hier vor einer recht komplizierten Erscheinung und es bedarf noch einer ganzen Fülle sehr sorgfältiger Beobachtungen, um zu einer einigermaßen plausiblen Erklärung zu gelangen. Was sich bei den *Aegilops*-Weizenbastarden nach meinen eigenen und nach den Erfahrungen der französischen Forscher konstatieren läßt, ist:

1. Der Pollen der F<sub>1</sub>-Generation ist steril. Die Pollenkörner sind von sehr verschiedener Größe, manchmal mehrkernig, sie können aber auch durch nachträgliche Verschmelzungerscheinungen gleich große Kerne erhalten wie die *Aegilops*-Pollenkörner. Sie sind hingegen plasmaärmer und bilden keine Stärke aus.

2. Die Samenanlagen in F<sub>1</sub> müssen entweder alle oder doch sicher einige befruchtungsfähige Embryosäcke haben, da ja Rückbestäubungen zur Ausbildung einer RF<sub>2</sub>-Generation führen können.

3. In RF<sub>2</sub> und in den folgenden Generationen tritt uns eine immer zunehmende Fertilität entgegen.

Von den verschiedenen Ursachen, die schon für die Sterilität der Bastarde verantwortlich gemacht worden sind und die Frau Haase in ihrer Arbeit referierend zusammengefaßt hat, möchte ich eigentlich keiner

die ausschließliche Schuld beimessen. Daß der Chromosomensatz, den eine Keimzelle erhält, als solcher in seiner Zusammensetzung in allen Fällen eine Entwicklungshemmung darstellen müsse, kann nicht zu treffen, denn sonst würden wir ja keinen fertilen Embryosäcken begegnen. An die Möglichkeit der ungünstigen Wirkung der beiden elterlichen Plasmaarten aufeinander, die erst in den Keimzellen zum Ausdruck kommt, müssen wir denken, wenn wir sehen, daß in den Pollenkörnern unter normalen Verhältnissen keine Stärke ausgebildet werden kann. Daneben spielt aber gewiß die genotypische Konstitution der Gameten auch eine Rolle. Darauf weisen ja besonders die Untersuchungen an *Oenothera* hin, wo nach Renner im Falle von Heterogamie z. B. (S. 285) ein Haploidkomplex nur in den Embryosäcken, der andere nur in den Pollenzellen aktiv ist und wo der inaktive Komplex in Form von abortierenden Embryosäcken bzw. Pollenkörnern vorliegt.

Solche genetisch bedingte Sterilität tritt uns wohl am klarsten und durchsichtigsten in den Versuchen von Belling an *Stizolobium*-Arten entgegen, wo die Sterilität in einfacher Weise durch zwei mendelnde Faktoren bedingt ist und in  $F_2$  fertile Homozygoten und teilweise sterile Heterozygoten auftreten. Daß in meinem Fall weitaus kompliziertere Verhältnisse vorliegen, ist wohl ohne weiteres klar. Aus dem folgenden Kapitel wird zu ersehen sein, daß nach allen Erwartungen nur ein kleiner Prozentsatz fertiler Ovula zu erwarten ist und daß sich notgedrungen kaum eine Gesetzmäßigkeit für die Größe dieses Prozentsatzes wird finden lasseu.

### **3. Eine Hypothese zur Erklärung der von Godron beobachteten Vererbungserscheinungen.**

Ich rufe kurz das im ersten und zweiten Abschnitt Auseinander gesetzte in die Erinnerung zurück. Die Kreuzungen *Aegilops ovata* ♀  $\times$  *Triticum vulgare* ♂ und, wie ich gezeigt habe, *Triticum vulgare* ♀  $\times$  *Aegilops ovata* ♂ ergeben eine gleichförmige, in den meisten Merkmalen nach Weizen hin tendierende  $F_1$ -Generation, die steril ist. Rückbestäubungen mit Weizen gelingen und liefern eine etwas fertile ♂  $R F_2$ -Generation, die einheitlich intermediär ist, die folgenden durch Selbstbestäubung erhaltenen Generationen bleiben nach den Angaben der französischen Forscher in der Regel konstant. Wo sich „Rückschläge“ bemerkbar machen, da tendieren diese immer nach dem Weizen, nie nach *Aegilops* hin. Als *Aegilops*-Merkmale bleiben offenbar einzig erhalten die starke Bestockung und die basale Abbruchstelle der Äre,

die aber in gewissen Fällen auch nach einigen Generationen verschwinden kann.

Zum Aufbau meiner Hypothese, die auf ihre Richtigkeit hin nachgeprüft werden kann, brauche ich meine Beobachtungen und einige Hilfshypothesen. Diese Hilfshypothesen sind nicht ganz aus der Luft gegriffen, sondern können ebenfalls als noch zu prüfende Schlußfolgerungen meiner Beobachtungen aufgefaßt werden. Es sind folgende:

1. Die Reduktionsteilung der Makrosporenmutterzelle vollzieht sich in gleicher mannigfacher Weise wie die der Pollenmutterzelle. Es kann dabei der in Fig. 41—43 abgebildete Fall realisiert werden. Nach M. Koernicke wird bei *Triticum* die unterste Zelle der Embryosackmutterzellentetraden zum Embryosack, es würde diese Zelle also in ihren Kernen ausschließlich und zwar wohl 4 Weizenchromosomen erhalten. Andere auch mit *Aegilops*-Chromosomen versehene Embryosäcke sind zur Sterilität verdammt.

2. Die mit 6 haploiden Chromosomen versehenen *Aegilops triticoides*-Pflanzen, die ich aus den Madrider Samen herangezogen habe, sind die Nachkommen einer Rückkreuzung des *Aeg. triticoides* ♀ × *Triticum vulgare* ♂ und müßten nach der Godronschen Namenklatur eigentlich *Aegilops speltaeformis* heißen. Die RF<sub>2</sub>-Generation, die ich selber heranziehen will, soll, wenn meine Voraussetzung richtig ist, ebenfalls 6 haploide Chromosomen haben.

Meine Hypothese ist dann: Die einzige ausgebildeten oder einzige befruchtungsfähigen mit 4 Weizenchromosomen versehenen Eizellen des *Aegilops triticoides* werden von 8 chromosomigen Pollenkernen des Weizens befruchtet. Die Nachkommenschaft weist die von mir gefundenen 12 diploiden Weizenchromosomen auf. Sie ist homozygotisch in allen Merkmalen und also bei Selbstbestäubung konstant. Ihre größere Weizenähnlichkeit und ihre Chromosomenform und -zahl stehen in ursächlichem Zusammenhang. Die von Winkler bei Gelegenheit seiner künstlich hergestellten didiploiden *Solanum*-Pflanzen und von den *Oenothera*-Forschern so viel diskutierte Frage, ob die Form und Zahl der Chromosomen die äußere Gestaltung der Organismen bedingt oder ob umgekehrt in einer genotypisch veränderten Pflanze erst infolge dieser genotypischen Änderung auch die Chromosomenzahl und -größe abgewandelt wird, möchte ich offen stehen lassen.

Ich muß nun zunächst einige Bemerkungen an die von mir gemachten Hilfshypothesen knüpfen. Daß sich der heterotype Teilungsakt der Makrosporenmutterzelle in ähnlicher Weise abspielen wird wie der

der Pollenmutterzelle, hat alle Wahrscheinlichkeit für sich. Ich möchte bei der Gelegenheit z. B. auf die unregelmäßigen Teilungen, die d'Angremond in den Embryosackmutterzellen der „Appelbacove“ genannten *Musa* beobachtet hat, hinweisen (Fig. 1 u. 2, Tafel XII bei d'Angremond). Dabei können dennoch „normale“ Embryosäcke gebildet werden, die auf alle Fälle sehr verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen. Daß ich in der Annahme, es seien nicht alle, sondern nur die mit einem bestimmten Chromosomensatz versehenen Makrosporen sei es zu weiterer Entwicklung, sei es als Embryosäcke zur Befruchtung befähigt, nicht allein stehe, brauche ich wohl unter Hinweis auf die *Oenothera*-Literatur der letzten Jahre nicht besonders zu betonen.

Wenn wir von der Annahme ausgehen, daß die Weizenchromosomenform und die äußeren Merkmale des *Aegilops speltaeformis* in irgend einer Weise voneinander abhängen, so bleibt nun nur noch zu erklären, wieso in der R F<sub>2</sub>- und den folgenden Generationen doch noch einzelne *Aegilops*-Merkmale erhalten bleiben. Ich erinnere an die starke Bestockung, an die basale Abbruchstelle der Ähre und vielleicht auch an den festen Schluß der Spelzen um die Körner. Ob die starke Wölbung der Hüllspelzen, die ich gerade jetzt (Ende Mai) bei meinen Madriter Pflanzen gut beobachten kann, auch hierher zu rechnen ist, erscheint mir zweifelhaft. Es ist gerade so gut möglich, daß die F<sub>1</sub>-Pflanzen dieser F<sub>x</sub>-Generation dieses Merkmal schon aufgewiesen haben und daß es dort vom Vater einem vielleicht mit stärker gewölbten Hüllspelzen versehenen Weizen herstammt. Wir können nun zur Erklärung dieser bleibenden *Aegilops*-Merkmale verschiedene Annahmen machen, von der ich keiner den Vorzug geben möchte; weitere Forschungen ergeben vielleicht noch genauere Anhaltspunkte:

1. Es könnte sein, daß die die *Aegilops*-Eigenschaften übertragenden Erbsubstanzen im Zytoplasma lokalisiert sind. Mancher Leser dieser Arbeit, durch die als Leitmotiv die Annahme der Chromosomen als Vererbungsträger zieht, wird sich vielleicht wundern, daß ich diese Möglichkeit hier zur Diskussion stelle. Ich glaube aber doch, daß trotz der vielen Gründe, die für eine Lokalisation der Erbsubstanz in den Chromosomen sprechen, die Diskussion über dieses Thema noch nicht zu Ende ist. Zu Überlegungen dieser Art werde ich hauptsächlich durch die Lektüre der Arbeit von Held veranlaßt, dem es in den soviel untersuchten Eizellen von *Ascaris megalcephala* gelungen ist, die vom Spermatozoon stammenden Altmannschen Granula (die wir wohl den pflanzlichen Mitochondrien gleichsetzen dürfen) von denen der Eizelle

deutlich auseinander zu halten. Mit einer außerordentlich vollendeten Färbetechnik, wie sie bis dahin für pflanzliche Objekte noch nie angewendet worden ist, konnte Held zeigen, wie die vom Spermatozoon stammenden Granula sich im ganzen Ei verteilen, ohne daß sie eine Verschmelzung mit den mütterlichen Granulis eingehen. Sie würden also, wenn sie sich in den folgenden Zellteilungen weiterhin unvermischt nachweisen ließen, den Anforderungen, die wir an Erblichkeitsträger stellen, genügen. Wahrscheinlich kommt mir diese Auffassung ja nicht gerade vor, aber bewiesen ist meines Erachtens in dieser Beziehung noch gar nichts. Darum glaube ich immer noch, daß wir die Frage nach dem Plasma als eventuellen Vererbungsträger nicht außer acht lassen dürfen. Für den gegebenen Fall ist allerdings nicht recht ersichtlich, wieso Eigenschaften, deren Zusammenhang mit dem Zytoplasma durchaus nicht so klar sind, wie z. B. die Fähigkeit oder Nichtigkeit zur Ausbildung grüner Plastiden, durch dieses vererbt werden sollen, während andere morphologische Eigenschaften erblich in den Chromosomen lokalisiert sein sollen.

2. Einzelne Weizenchromosomen hätten in der Diakinese ein „crossing over“ mit einzelnen *Aegilops*-Chromosomen vollzogen. Ich glaube, daß der bis jetzt einigermaßen hypothetische Prozeß der Chiasmotypie sich in meinem Objekt vielleicht noch einmal nachweisen läßt. Es ist das natürlich eine etwas vage Hoffnung, da doch nach allem zu erwarten ist, daß nicht alle, sondern nur wenige Weizenchromosomen over-crossen werden und dann werden es vielleicht gerade die schmaleren Weizenchromosomen sein, die diesen Schritt ausführen. Es darf also aus dem Mangel an zytologischen Befunden noch nicht notwendig auf das Fehlen einer Chiasmotypie geschlossen werden. Es sei übrigens beigefügt, daß für jemanden, der, wie ich, Parasynthese annimmt, keine Veranlassung vorliegt, nicht schon auf früheren Stadien als in der Diakinese, etwa in Pachynema an einen Austausch väterlicher und mütterlicher Gene zu denken.

3. *Aegilops speltaformis* hat ja nicht 8, sondern bloß 6 haploide Chromosomen. Davon ausgehend können wir folgende Betrachtung anstellen: Die Festigkeit der Ähren beim Weizen, um dieses eine Merkmal herauszugreifen, sei durch einen in einem bestimmten Chromosom lokalisierten Faktor A bedingt. Der Faktor kann nur dann zur Geltung kommen, wenn er in die diploide Pflanze durch das vom Vater und von der Mutter stammende Chromosom hineingebracht wird, also nur AA-Pflanzen haben an der Basis feste Ähren, Pflanzen, die nur ein A

führen, an der Basis brüchige. Sie sind deswegen nicht etwa heterozygotisch, sondern in bezug auf diesen Faktor überhaupt nicht zygotisch, also nicht etwa nach der presence und absence-Theorie A a zu schreiben, da doch wohl meistens stillschweigend die Annahme gemacht wird, a sei in dem andern konjugierenden Chromosom, das A enthält, lokalisiert. Wir müssen nun natürlich noch weiterhin die Annahme machen, daß die entwicklungsfähigen Eizellen von *Aegilops triticoides* das den Faktor A führende Weizenchromosom nicht mit abbekommen, womit wir uns allerdings in ein recht kompliziertes Hypothesennetz hinein verstrickt haben. Das in den Godronschen Versuchen in späteren Generationen auftretende Wiederfestwerden der Ährenbasis läßt sich durch erneute Rückbestäubung erklären, da ja Godron in der Folge seine Pflanzen nicht genügend isoliert gehalten hat. Damit ist die Möglichkeit gegeben, daß in einer Zygote die beiden A hineingelangen können.

#### 4. Ausblick auf andere Fälle von intermediärer Vererbung.

Ich schicke voraus, daß ich, als ich diese Arbeit begonnen habe, durchaus von den Zweifeln, die Baur in seiner Vererbungslehre an angeblich konstante Artbastarde knüpft, überzeugt gewesen bin und besonders die Arbeit von Wichler über den angeblich konstanten Bastard *Dianthus Armeria*  $\times$  *Dianthus deltoides*, wo sich ja in  $F_2$  deutlich komplizierte Spaltungserscheinungen zeigen, mußte uns in diesen Zweifeln bestärken. Ich glaube aber, in dem historischen Teil dieser Arbeit gezeigt zu haben, daß die Rückkreuzung von *Aegilops triticoides* mit Weizen zu den wenigen Fällen gehört, die in früherer Zeit eingehend und von vielen Forschern behandelt und beschrieben und durch viele Generationen hindurch mit bewußter Aufmerksamkeit verfolgt worden sind, so daß wir die besonders in den verschiedenen Publikationen Godrons enthaltenen Daten auch heute noch verwerten können. Die Hauptergebnisse Godrons und die offensuren Widersprüche, die sich aus seinen Resultaten zu allen Erwartungen der Mendelspaltung und vor allem auch zu dem Verhalten der anderen Artkreuzung, die *Triticum vulgare* einzugehen vermag, nämlich zu der Kreuzung mit *Seeale cervale*, die von Jesenko beschrieben wurde, ergeben, habe ich oben auseinandergesetzt. Ich habe schließlich in dem vorangehenden Abschnitt eine Hypothese aufgestellt, die diese Widersprüche erklären kann. Es fragt sich nun, ob sich vielleicht andere rätselhafte Fälle von konstant bleibenden Bastarden unter Heranziehung ähnlicher Hilfshypothesen, die übrigens

ebenfalls auf ihre Richtigkeit hin geprüft werden können, werden aufhellen lassen.

Es sei vorausgeschickt, daß ich dabei durchaus nicht den Anschein erwecken möchte, etwa alle ähnlichen Fälle nun nach dem gleichen Schema behandeln zu wollen, ich glaube zur Genüge gezeigt zu haben, daß mir Erklärungen, die sich eher dem Federleyschen Schmetterlingstypus anlehnken, gerade so gut erscheinen wie die von mir gegebene und daß vielleicht eine weitere zytologische Forschung uns noch ganz andere neue Erklärungsweisen schenken wird.

In diesem Zusammenhang mag zunächst daran erinnert werden, daß Renner für die Erklärung der weitgehenden Konstanz der Komplexe in seinen *Oenothera*-Arten zu der Annahme gelangt, daß die einem Komplex zugehörigen Chromosomen aufeinander stärkere Anziehung ausüben als auf die Chromosomen des antagonistischen Komplexes; so daß bei der heterotypischen Mitose die beiden Chromosomensätze voneinander getrennt werden, wie sie in die Zygote eingegangen sind, ohne Austausch ganzer Chromosomen. Das ist ja nun nicht ganz dasselbe, was ich gefunden habe. Ich konnte im Gegenteil zeigen, daß bei mir ganz sicher in keinem Fall eine vollständige Trennung der beiden elterlichen Chromosomensätze zu finden ist, sondern bloß eine Bildung von Keimzellen, die bloß Chromosomen (aber nie alle) des einen Elters enthalten.\*

Es seien dann die in letzter Zeit besser untersuchten konstanten Kreuzungen von Kleinarten der Gattungen *Veronica* und *Draba* erwähnt. Lehmann hat in seiner letzten größeren Arbeit einen Versuch gemacht, die in seinen Experimenten von  $F_2$  an sehr gleichmäßige Progenies durch das Zustandekommen „schwer entmischbarer Gemische bei der Genenvermischung“ während der Reduktionsteilung zu erklären. Leider bietet die ganze Hybridenzytologie durchaus keinen Anhaltspunkt für diese Ansicht, im Gegenteil, wir sehen immer und immer wieder, daß, je entfernter verwandte systematische Einheiten wir kreuzen, eine desto schwerere Geminibildung eintritt und alle die Fälle, die von der halbheterotypen zur somatischen Teilung bei *Hieracium* überleiten, lassen mich auch für die *Veronica*-Bastarde ähnliches vermuten. Leider gehört *Veronica*, wie aus der Tischlerschen (1915) Liste zu ersehen ist, zu den zytologisch noch nicht erforschten Gewächsen.

Das gleiche gilt für die von Rosen behandelten Kleinarten von *Erophila verna*. Auch da allerdings in  $F_2$  weitgehende Spaltungen, aber Konstanz der Abkömmlinge in  $F_3$ . Auch hier scheint Nachprüfung

nötig und dabei sollte auch hier die Keimzellenbildung studiert werden, in manchem finde ich Erinnerungen an meinen Fall, so darin, daß die  $F_1$ - und  $F_2$ -Generation steril, die weitere konstant bleibende Nachkommenschaft fertil ist, und diese erhalten bleibenden Formen ähneln den Großeltern, also  $F_1$  am meisten. Sollten sich nicht auch hier wieder nur Keimzellen mit ausschließlichen Großelternchromosomen zur Zygote vereinigt haben? Rosen ist allerdings genau wie Lehmann zu einer anderen Erklärung gekommen und glaubt, wenn ich ihn recht verstehe, an eine Veränderlichkeit der Gene, die sich in einer Kontamination der unverträglichen Eigenschaften in  $F_1$  äußern soll, die dann aus dieser Mischung in  $F_2$  erst als reine Gene hervorgehen sollen.

Schließlich seien in diesem Zusammenhang die soviel zitierten Millardetschen patroklinen und metroklinen Erdbeerkreuzungen genannt. Auch hier scheint mir die Erklärung, daß sich in der heterotypen Mitose in  $F_1$  ausschließlich mit väterlichen Chromosomen versehene Kerne bilden können, die zurzeit wahrscheinlichste zu sein. Die von Giard gemachte Annahme der Merogonie, die ja später wieder für die doppelt-reziproken Oenotheren in recht unglücklicher Weise von Goldschmidt wiederholt worden ist, konnte Strasburger, dem es gelungen ist, den Befruchtungsvorgang in der  $F_1$ -Generation direkt zu studieren, als nichtig zurückweisen. Daß die  $F_1$ -Generation vollständig patroklin ist, läßt sich durch das völlige Dominieren aller väterlichen Merkmale erklären die reziproke Kreuzung müßte völlige Metroklinie geben, hingegen sind Fälle wie das exemple 2 Millardets, wo in  $F_1$  rein väterliche und rein mütterliche Exemplare auftreten, wohl nur mit Komplexheterozygotie der Eltern, ähnlich wie bei *Oenothera* plausibel zu machen. Zur Erklärung der von  $F_2$  an konstanten patroklinen Progenies dürfte dann mein Erklärungsversuch herangezogen werden.

Vor Abschluß meiner Arbeit bin ich noch mit den wichtigen Untersuchungen von Goodspeed und Clausen bekannt geworden, die seit mehreren Jahren in Californien Tabakbastardierungen methodisch erforscht haben. In ihrer von mir zitierten Abhandlung (dort wird auf die frühere Literatur hingewiesen) schreiben die amerikanischen Autoren zusammenfassend: „1. *Nicotiana sylvestris*, when crossed with various varieties of *N. Tabacum* gives  $F_1$  hybrids, which are replicas on a large scale of the particular *Tabacum* variety concerned in the cross. 2. The  $F_1$  hybrids of *sylvestris* and *Tabacum* produce a small number of functional ovules which represent the *sylvestris* and *Tabacum* extremes of a recombination series, the great majority of the members of which fail to

function because of mutual incompatibility of the elements of the two systems. 3. Back crosses with *sylvestris* give *sylvestris* and aberrant forms and of the two *sylvestris* alone are fertile and breed true. On the other hand, back crosses with *Tabacum* produce apparently only *Tabacum* forms of which some are completely fertile and continue to produce only *Tabacum* forms.“ Liegt in diesem Fall eine andere Annahme näher als die, daß diese „few functional ovules“ in ihren Eizellen durch irgendwelche Elimination nur väterliche oder ausschließlich mütterliche Chromosomen führen. Und daß andere Kombinationen vielleicht zustande kommen können und auch befruchtet werden, daß dann aber die so erzeugten Nachkommen aussterben. Die beiden Autoren gelangen übrigens zu einer ganz ähnlichen Annahme, indem auch sie glauben, daß sich die einzelnen Mendelschen Faktoren bei Spezieskreuzungen zu größeren Reaktionssystemen zusammenschließen, deren Elemente mehr oder weniger spezifisch verbunden sind, sie deuten auch an, daß die *Oenothera*-Kreuzungen auch auf diese Weise erklärt werden können, und sie nähern sich somit der Rennerschen Auffassung der Komplexheterozygotie.

Ich muß nun zum Schluße noch einmal auf die schon verschiedentlich erwähnte Arbeit Jesenkos zurückkommen. Jesenko hat für seine Weizen-Roggenkreuzung angenommen, daß sich in  $F_1$  eine Menge von Keimzellenmöglichkeiten ergeben, in denen die Weizen- oder Roggenchromosomen in mehr oder weniger großer Zahl vorhanden sind, und daß die Keimzellen, die am meisten Weizenchromosomen enthalten, bei der Rückkreuzung mit Weizen die der Vaterpflanze ähnlichste und zugleich fertilste Progenies ergeben und umgekehrt die am meisten Roggenchromosomen führenden bei Rückkreuzung mit Roggen die roggenähnlichsten ebenfalls fertilsten Pflanzen. Die am meisten intermediären sterilsten Pflanzen sollen sich durch die stärkste Mischung von Weizen und Roggenchromosomen auszeichnen. Abweichend von meinem Fall ist der Roggenweizenbastard hauptsächlich insofern, als hier die beiden Eltern dieselbe Chromosomenzahl aufweisen. Ob die Chromosomen in  $F_1$  in der Diakinese konjugieren, weiß ich nicht, die Arbeit von Nakao, der diesen Bastard auch zytologisch untersucht hat, ist mir leider hier nicht zugänglich und ich kann mich von früher her nicht mehr an seine betreffenden Angaben erinnern.

Die Beispiele, die ich ausgeführt habe, sind eine kleine und vielleicht etwas willkürliche Auswahl aus der Literatur über Artbastarde. Ich wollte mit ihnen nur zeigen, daß, soviel ich zu übersehen vermag,

uns drei Erscheinungen und deren Erklärungsversuche als leitend bei der Betrachtung konstanter oder vielleicht nur scheinbar konstanter Spezieshybride dienen können: 1. Die von Rosenberg und Federley beobachteten Übergänge von der heterotypischen über die halbheterotype zu rein somatischen Teilungen der Gonotokonten. 2. Die von mir, wie ich glaube zum ersten Mal beobachtete Tatsache, daß bei der Meiosis in  $F_1$  rein väterliche und rein mütterliche Chromosomen führende Gameten entstehen können und 3. die für die Önotheren beobachtete Komplexbildung. Vom zytologischen Standpunkt aus können wir uns die Komplexe auf verschiedene Weise entstanden denken. Es kann sich nämlich einmal um den Vorgang handeln, an den Renner schon gedacht hat, nämlich an ein Auseinanderweichen der väterlichen und mütterlichen Chromosomensätze bei der Reduktionsteilung in  $F_1$ , in der Weise, wie sie in die Zygote eingetreten sind oder aber es können die verschiedenen einem Komplex angehörigen Faktoren auch in ein und demselben Chromosom lokalisiert sein, wie das ja in den letzten Jahren in so eingehender Weise von Morgan und seiner Schule für die zugleich mit dem geschlechtsbestimmenden x-Chromosom vererbten Faktoren der Fliege *Drosophila* nachgewiesen worden ist. Es werden überhaupt von der Komplexbildung bei den Önotheren zu den Beobachtungen über geschlechtsbegrenzte Vererbung im Tierreich und insbesondere zu den Morganschen Untersuchungen noch manche Brücken zu schlagen sein.

### Zusammenfassung der Resultate.

1. Es ist gelungen den zuerst von Godron künstlich hervorgebrachten Bastard *Aegilops ovata* ♀ × *Triticum vulgare* ♂ und den inversen Bastard wieder herzustellen und seine Keimzellbildung zu studieren.

2. *Triticum vulgare* hat 8, *Aegilops ovata* 16 haploide Chromosomen. Die Zahl der haploiden Chromosomen konnte bei dem genannten Bastard in einigen Fällen als 12 bestimmt werden. Wo mehr als 12 auftreten, da läßt sich diese Überzahl durch somatische Teilungen von in der Diakinese ungepaart gebliebenen überzähligen Chromosomen des *Aegilops*-Elter erklären.

3. Die Formverschiedenheiten der plumpen *Triticum*- und der schlanken *Aegilops*-Chromosomen treten uns wieder in der Reduktionsteilung des Bastardes entgegen. In den meiotischen Teilungen lassen

sich einzelne von Weizen stammende Chromosomen sicher als solche erkennen und es konnte gezeigt werden, daß die im Laufe der Meiosis sich ereignenden Unregelmäßigkeiten dazu führen können, daß einzelne Zellen, die ausschließlich von einem Elter stammendes Chromatin in ihren Kernen führen, abgesondert werden.

4. *Aegilops speltaeformis* (die von Madrid bezogenen als *Aegilops triticoides* bezeichneten Samen sollen wegen der Pollenfertilität so heißen), das nach Godron die fertile  $F_x$ -Generation einer Rückkreuzung des primären Bastards mit *Triticum vulgare* darstellt, hat sechs haploide, durchaus weizenähnliche Chromosomen.

5. Es wird folgende Hypothese aufgestellt: Bei der Reduktionsteilung der Makrosporenmutterzelle, die sich in ähnlicher Weise wie die der Pollenmutterzelle abspielen wird, können Tochterzellen gebildet werden, die ausschließlich *Triticum*-Chromatin in ihren Kernen führen. Nur diese sind Entwicklungsfähig. Aus der Befruchtung einer Eizelle, die sich in einem aus einer derartigen Tochterzelle entwickelten Embryosack findet und die vierchromosomal ist, mit einem achtchromosomaligen Weizenspermakern entwickelt sich die zwölf(diploid) chromosomalige *Aegilops speltaeformis*, die demnach einen homozygotischen, aller Erwartung nach konstanten Artbastard darstellt.

Basel, 27. Mai 1918.

#### Nachtrag bei der Korrektur:

Eine nochmalige Durchsicht der im Sommer 1918 aufgegangenen Madrider Pflanzen hat mir ergeben, daß es sich unmöglich um die *Aegilops speltaeformis* Godrons und noch viel weniger um *Aegilops triticoides* handeln kann. Ein sorgfältiger Vergleich mit unserm Herbarmaterial zeigte mir vielmehr, daß die Madrider Pflanzen zu *Aegilops ventricosa* Tausch. (Ascherson und Graebner 2, 1 S. 711) gehören. Als Hauptunterschiede gegenüber meinem Bastard muß ich die stark aufgeblasenen Hüllspelzen und die an den Knoten leicht zerbrechliche Ährenachse erwähnen. Das erste Merkmal weist deutlich nach *Aegilops ovata* hin, während die Begrannungsverhältnisse und die mehr als bei *Aegilops ovata* aufgerichteten Halme nach *Triticum* hindeuten. Der Zerfall der Ähre bei der Reife würde dann allerdings mehr nach *Triticum spelta* weisen.

Dazu kommen nun aber die ausgesprochenen *Triticum*-Chromosomen in der gegenüber *Aegilops ovata* so kleinen Zahl 6. Das scheint mir

nun doch die Vermutung, es handele sich um eine in der oben angegebenen Weise entstandene hybridogene konstant gewordene Art, nahezulegen. Diese Vermutung muß allerdings noch nachgeprüft werden. Das im Vergleich zu der über das ganze Mittelmeergebiet und weit nach Asien hinein verbreiteten *Aegilops ovata* recht enge Gebiet der *Aegilops ventricosa* in Spanien — an anderen Stellen in Südfrankreich und in Piemont wird er von Ascherson und Graebner nur als eingeschleppt angesehen — wäre dann so zu erklären, daß die Chancen zur Entstehung solcher hybridogener konstanter Bastarde in der Natur äußerst gering sind, daß, wenn sie aber einmal entstanden sind, ihrem Fortkommen, da sie ja völlig steril sind, weiter nichts im Wege steht.

Basel, 5. Januar 1919.

### Zitierte Literatur.

Die mit einem \* versehenen Arbeiten konnte ich nicht einsehen.

Allen, Ch E. Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. Jahrb. f. wiss. Bot., 42, S. 72, 1906.

d'Angremond, A. Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. Festschrift zur Eröffnung des neuen Institut für allgemeine Botanik an der Universität Zürich. S. 283, 1914.

Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 2. Bd., 1. Abt., 1898—1902.

Bally, W. Chromosomenzahlen bei *Triticum*- und *Aegilops*-arten. Ein zytologischer Beitrag zum Weizenproblem. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXX, S. 163, 1912.

Baltzer, F. (1910). Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, S. 457, 1910.

— (1918). Über die Entwicklung und Vererbung bei Bastarden. Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges., 99. Jahresvers., 2. Teil, S. 53, 1918.

Baur, E. Einführung in die allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl., Berlin 1914.

Belling. The mode of inheritance of semi sterility in the offspring of certain Hybrid plants. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., Bd. 12, S. 303, 1914.

Digby, L. (1910). The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Galtonia candicans*. Ann. of Bot. 24, p. 725, 1910.

— (1912). The cytology of *Primula Kewensis* and other related *Primula* hybrids. Ann. of Bot., vol. 26, p. 357, 1912.

Doncaster, L. Chromosomes, heredity and sex. Quart. Journ. of microscopical science, Vol. 59, p. 487, 1913.

Ernst, A. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., XVII, p. 207, 1917.

— Über den Ursprung der apogamen Angiospermen. Vierteljahrsschr. natur. Ges. Zürich, Bd. 62, S. 336, 1917.

\*Fabre, L. Des Aegilops du midi de la France et de leur transformation en *Triticum* (blé cultivé). Extraits des procès verbaux des séances de l'Academie des sciences et lettres de Montpellier, 1850—51.

Farmer, S. B. u. Digby, L. (1910). On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid ferns. Ann. of Bot., Vol. 24, p. 191, 1910.

— (1914). On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. Phil. Transact. roy. soc. London B, vol. 205, p. 1, 1914.

Federley, H. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra*, sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbsl., Bd. 9, S. 1, 1913.

Frisendahl, A. Zytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. Kungl. Svenska Vetensk. ak. Handl., Bd. 48, Nr. 7, 1912.

Gates, R. R. (1909). The behavior of chromosomes in *Oenothera lata*  $\times$  *gigas*. Bot. Gaz. 48, p. 179, 1909.

— (1913). Tetraploid mutants and chromosome mechanism. Biol. Centralbl., Bd. 33, p. 92, 1912.

Gates, R. R. u. Thomas, N. A cytological study of *Oenothera* mut. *lata* and *Oe.* mut. *semilata* in relation to mutation. Quart. Journ. microsc. science. Vol. 59, p. 523, 1914.

Godron, D. A. (1854). De la fécondation naturelle et artificielle des Aegilops par le *Triticum*. Ann. sc. nat. IV sér. Botanique, T. II, 1854.

— (1856). De l'Aegilops triticoides et de ses différentes formes. Ann. sc. nat. IV sér. Botanique, T. V, 1856.

— (1858). Nouvelles expériences sur l'Aegilops triticoides. C. r. de l'Ac. des sc., T. 47, p. 124, 1858.

— (1861). Nouveaux faits relatifs à l'histoire des Aegilops hybrides. Mémoires de l'Académie de Stanislas, 1861, p. 20.

— (1863). Des Hybrides végétaux considérés au point de vue de leur fécondité et de la perpétuité au nonperpétuité de leurs caractères. Ann. sc. nat. IV sér. Botanique, T. XIX, 1863.

— (1865). Nouvelles expériences sur l'hybridité dans le règne végétal faites pendant les années 1863, 1864 et 1865. Mémoires de l'Académie de Stanislas, 1865, p. 328.

— (1869). Histoire des Aegilops hybrides. Mémoires de l'Académie de Stanislas, 1869, p. 167.

— (1873). De la floraison des Gramines. Mémoires de la société nationale des sciences naturelles de Cherbourg, T. XVII, p. 105.

— (1876). Un nouveau chapitre ajouté à l'histoire des Aegilops hybrides. Mémoires de l'Académie de Stanislas, 1876, p. 250.

— (1877). Des cultures d'Aegilops speltaeformis faites par M. Durieu de Maisonneuve et de leurs résultats. Mémoires de l'Académie de Stanislas, 1877, p. 362.

Goldschmidt, R. Zytologische Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes in Correns-Goldschmidt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts, S. 73, Berlin 1913.

Goodspeed, T. H. and Clauseau, R. Mendelian factor differences versus Reaction System contrasts in Heredity. The American Naturalist, Vol. LI, p. 31. 92, 1917.

Grégoire, V. (1905). Le résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes (premier mémoire) revue critique de la littérature. *La Cellule*, T. XXII, 2. fasc., p. 221, 1905.

— (1907). La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. *La Cellule*, T. XXIV, 2. fasc., p. 369, 1907.

— (1910). Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus meiotique. *La Cellule*, T. XXVI, 2. fasc., p. 223, 1910.

Groenland, Joh. (1858). Einige Worte über die Bastardbildung in der Gattung *Aegilops*. *Pringheims Jahrb. f. wiss. Bot.*, I, S. 514, 1858.

— (1861). Notes sur les hybrides du genre *Aegilops*. *Bull. de la soc. bot. de France*, T. VIII, 1861, p. 612.

Haase-Bessel, G. Digitalisstudien, I. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgl.*, Bd. 16, S. 291, 1916.

Held, H. Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung, I. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von *Ascaris megalcephala*. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, Bd. 89, 2. Abt., S. 59, 1917.

Jesenko, F. Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgl.*, Bd. X, 1913, S. 311.

Jordan, A. Mémoire sur l'*Aegilops triticoides* et sur les questions d'hybridité, de variabilité spécifique qui se rattachent à l'histoire de cette plante. *Ann. sc. nat. IV. sér. Botanique*, T. IV, 1855.

Juel, H. O. Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 35. Bd., S. 626, 1900.

Körnicke, Fr. u. Werner. Handbuch des Getreidebaus, Berlin 1885.

Körnicke, M. Untersuchungen über die Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum* mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. *Verhandl. naturhist. Ver. Preuß. Rheinl. und Westf.*, Bd. 53, S. 149, 1896.

Lang, A. Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. 1. Hälfte, Jena 1914.

Lehmann, P. Über Bastardierungsuntersuchungen in der *Veronicagruppe agrestis*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgl.*, Bd. XIII, S. 88, 1915.

Millardet, M. A. Notes sur l'hybridation sans croisement ou faune hybridation. *Mém. de la soc. phys. et nat. de Bordeaux*, 4. sér., T. IV, p. 347, 1894.

Miyake, K. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 42, S. 121, 1906.

Moenkhaus, William S. The development of the hybrids between *Fundulus heteroclitus* and *Menidia notata* with especial reference to the behavior of the maternal and paternal Chromatin. *American Journal of Anatomy*, Vol. III, p. 29, 1904.

Morgan, T. B. and Bridges, C. B. Sex linked inheritance in *Drosophila*. *Carnegie Inst. of Washington*, Publ. No. 237, 1916.

\*Nakao, M. Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother cells of some cereals and their hybrids. *Journ. college Agric. Tohoku imp. University Sapporo*, v. 4, p. 173, 1911.

Nawaschin, S. Über eine Art der Chromatindiminution bei *Tradescantia virginica*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 29, S. 373, 1911.

Nemec, B. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin 1910.

Renner, O. Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., XVIII, S. 121, 1917.

Rosenberg, O. (1909). Zytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. Kgl. Svenska Vetenskapsak. Handl., Bd. 43, No. 11, 1909.

— (1917). Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk botanisk tidskrift, Bd. 11, p. 145, 1917.

Sieben, H. Einführung in die botanische Mikrotechnik, Jena 1913.

Solms-Laubach, H., Graf zu. Weizen und Tulpe und deren Geschichte. Leipzig 1899.

Strasburger, E. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histologische Beiträge, Heft VII, 1909.

Tischler, G. (1908). Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv für Zellforschung, I. Bd., p. 33, 1908.

— (1910). Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. Archiv für Zellforsch., Bd. 5, p. 622, 1910.

— (1915). Chromosomenzahl, Form und Individualität im Pflanzenreich. Progressus rei botanicae, V, p. 164, 1915.

— (1917). Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Bot., IX, S. 417, 1917.

Tschernoyarow, M. Über die Chromosomenzahl und besonders beschaffene Chromosomen im Zellkern von *Najas major*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 32, p. 411, 1914.

Wichler, G. Untersuchungen über den Bastard *Dianthus Armeria* × *Dianthus deltoides* nebst Bemerkungen über einige Artkreuzungen der Gattung *Dianthus*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., Bd. X, 1913, S. 177.

Wilson, Edm. B. The bearing of cytological research on heredity. Proc. of the royal soc., Ser. B, vol. 88, p. 333, 1915.

Winkler, H. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 8, S. 417, 1916.

### Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit den Zeißschen Linsen apochrom. Immersion 1,5 mm Brennweite, Apertur 1,30 und Comp. Ocular 12 und mittels des Abbeschen Zeichenapparats entworfen.

#### Tafel I.

Fig. 1—6. *Aegilops ovata*. Heterotypische Teilung der Pollenmutterzellen.  
 1—3. Metaphase.  
 4—6. Anaphase.

Fig. 7—16. *Triticum vulgare*.

- 7, 8. Diakinese.
- 9—13. Metaphase der heterotypischen Teilung.
- 14, 15. Anaphase „ „ „
- 16. Telophase.

Fig. 17—30. *Triticum vulgare* ♀ × *Aegilops ovata* ♂.

- 17, 18. Präsynaptische Stadien von Pollenmutterzellen.
- 19, 20. Synapsis.
- 21. Makrosporenmutterzelle. Zygōnema.
- 22. Pollenmutterzelle. Zygōnema.
- 23. „ Pachynema.
- 24—27. „ Strepsinema.
- 28—30. „ Diakinese.

### Tafel II.

Pollenmutterzellen von *Trit. vulg.* × *Aeg. ov.*

Fig. 31—33. Multipolare Spindelanlage.

Fig. 34. Bipolare Spindel.

Fig. 35. Multipolare Spindel.

Fig. 36—46. Heterotypische Spindel. Chromosomen teils in Metaphase-, teils in Anaphasestellung.

- 37. Drei Schnitte einer Serie a, b, c.
- 38. Zwei „ „ „ a, b.
- 39. Drei „ „ „ a, b, c.
- 44. Am oberen Pol eine sekundäre Spindel.

### Tafel III.

Pollenbildung bei *Trit. vulg.* × *Aeg. ov.*

Fig. 47. Anaphase, Metaphase der heterotypen Teilung.

Fig. 48, 49. Telophase.

Fig. 50. Interkinese. Zurückgebliebene Chromosomen bilden sich zu Kleinkernen um.

Fig. 51, 52. Homoeotype Teilung.

Fig. 53, 54. Triaden. In einer Zelle Kleinkernbildung.

Fig. 55. Schluß der homoeotypen Teilung. Zwergkerne.

Fig. 56. Triade. Sehr unregelmäßige Kernverteilung.

Fig. 57. Tetrade. In jeder Zelle neue Teilungen.

Fig. 58, 59. Tetraden.

### Tafel IV.

Fig. 60—62. Pollenkörner von *Trit. vulg.* × *Aeg. ov.*

Fig. 63. *Aegilops ovata*. Tetrade.

Fig. 64. „ „ „ Pollenkorn.

Fig. 65—77. *Aegilops speltaeformis*. Pollenbildung.

- 65. Zygonema.
- 66. Pachynema.
- 67. Strepsinema.
- 68, 69. Diakinese.
- 70. Heterotype Spindel in Seitenansicht.
- 71. " " " Polansicht.
- 72, 73. " " " Seitenansicht.
- 74. Telophase der heterotypen Teilung.
- 75. Homoeotype Mitose in Seitenansicht.
- 76. " " " Polansicht.
- 77. Pollenkörner.

# Stammgarben.

Von **Otto Wilckens**, Straßburg i. E.

(Eingegangen 10. August 1918.)

Es liegt in der Natur des Materials, mit dem sie sich beschäftigt, daß die Paläontologie niemals in der Lage ist, den exakten Beweis für die Abstammung einer fossilen Art von einer anderen, ja nicht einmal — wenn man von ganz vereinzelten Fällen absieht — eines Individuums von einem anderen zu erbringen. Das klingt zunächst geradezu hoffnungslos für eine Mitarbeit der Paläontologie an der Deszendenz-theoretischen Forschung. Das Experiment, die Züchtung, die der Zoologe und der Botaniker so fruchtbringend für diese verwendet, fallen für die Paläontologie fort. Sie kann genetische Beziehungen nur nach folgenden Grundsätzen aufdecken: In einer Schicht der Erdrinde finden sich Fossilien, die so nahe miteinander übereinstimmen, daß sie zu einer Art gestellt werden müssen. Sie sind als verwandt zu betrachten. Die einen Individuen müssen die Erzeuger, andere die Erzeugten sein. Findet man in übereinander folgenden Schichten Arten, die zwar verschieden, aber sich doch in vielen Merkmalen ähnlich, ja vielleicht durch ganz allmählich sich ändernde Übergangsformen miteinander verbunden sind, so nimmt man auf Grund der Deszendenztheorie an, daß die Formen in den jüngeren Schichten von den Formen in den älteren abstammen. Eine exakte Beweisführung für die Wirklichkeit eines auf dieser Grundlage angenommenen genetischen Zusammenhangs zweier oder mehrerer fossiler Arten ist ausgeschlossen: aber das Einfachste und Natürlichste ist, die Abstammung ähnlicher Formen voneinander anzunehmen, ja man darf sogar wohl sagen, daß derjenige, der sich nicht auf diesen Standpunkt stellt, nicht nur den Boden der Deszendenztheorie, sondern den Boden unserer heutigen Naturwissenschaft überhaupt verläßt.

So einig sich einerseits die Paläontologen im Prinzip über die Abstammung der Formen voneinander sind, so groß sind andererseits die Schwierigkeiten, sobald es sich um den Nachweis der Abstammung bestimmter Formen voneinander handelt. Trotz dieser für die vielfache Unsicherheit der Forschungsergebnisse bezeichnenden Tatsache, trotz des Fehlens großer Tiergruppen im paläontologischen Material, trotz der Lückenhaftigkeit in der Überlieferung der vorweltlichen Faunen und Floren, ja oft auch der einzelnen Individuen, erhebt die Paläontologie Anspruch darauf, am Ausbau der Abstammungslehre teilzunehmen und nicht nur die Entwicklungsgeschichte des Lebens auf der Erde zu schreiben, sondern auch die Ursachen aufzuzeigen, die bei der Entwicklung bestimmd wirkten. Wenn sie sich zu dieser Aufgabe berechtigt fühlt, so tut sie das, weil sie über die historischen Urkunden des Entwicklungsganges der organischen Welt verfügt. Ihr Material ist leblos, aber dafür historisch. Zoologie und Botanik müssen sich dagegen mit einem Querschnitt der Entwicklung begnügen und diesen zum Gegenstand ihrer Forschung machen. Die Paläontologie scheint mir berechtigt zu sein, den Versuch zu wagen, auf Grund der historischen Urkunden die Entwicklungsgeschichte des Lebens zu schreiben, so gut sie es vermag. Hat sie das getan, so möge geprüft werden, inwieweit ihre Ergebnisse mit denen der Biologie übereinstimmen und inwieweit sie sich davon unterscheiden. Dann kann bei Differenzen erörtert werden, auf welcher Seite Unrichtigkeiten bestehen.

Die erste deszendenztheoretische Aufgabe der Paläontologie ist es, die Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen in genetische Reihen zu bringen, dabei aber eine zweite, den Einfluß geologischer Vorgänge, namentlich der Meeresbewegungen und der sonstigen geographischen Veränderungen auf der Erdoberfläche auf die Entwicklung der Formen zu verfolgen. Indem die Paläontologie von den Zusammenhängen zwischen den Formen ausgeht und die geologischen Verhältnisse gebührend berücksichtigt, kann sie schließlich auch zu allgemein-deszendenztheoretischen Ergebnissen zu gelangen und z. B. festzustellen versuchen, was das Bleibende in den Formen und in der Organisation eines Stammes und was das Vergängliche daran gewesen ist, worauf das Verschwinden großer Tiergruppen im Laufe der Erdgeschichte beruht. und was sonst solche grundlegende Probleme mehr sind.

Die Paläontologie kann die Geschichte der organischen Welt nicht weiter rückwärts verfolgen als bis zur ältesten fossilführenden Formation, dem Kambrium. Es ist ihre Aufgabe, die Geschichte des Lebens von

der kambrischen Zeit bis zum Beginn der Gegenwart zu erforschen. Die kambrische Fauna — von den wenigen vorkambrischen Fossilien darf in diesem Zusammenhang abgesehen werden — ist schon hoch entwickelt; denn es gibt in ihr bereits Vertreter aller Tierkreise mit Ausnahme der Wirbeltiere und der (fossil überhaupt unbekannten) Tunikaten. Dabei erscheinen die Radiolarien, Foraminiferen, Spongien, Medusen, Würmer, Brachiopoden, Muscheln, Schnecken und Krebse mit den gleichen wesentlichen Organisationsmerkmalen und morphologischen Eigenschaften, wie sie die heute lebenden besitzen. Bindeglieder zwischen den großen Tierkreisen, ja zwischen den eben genannten kleineren systematischen Einheiten liefert das paläontologische Material nicht. Wenn es ein Urmollusk, wenn es einen Urkrebs gegeben hat, so lebten sie in vorkambrischer Zeit. Die Paläontologie kann nur die Geschichte der einzelnen Stämme schreiben, im Kambrium stehen die historisch überkommenen Stammanfänge unvermittelt nebeneinander.

In neuerer Zeit sind von verschiedenen Paläontologen Stammbäume von größeren oder kleineren Tiergruppen entworfen worden, die die genetischen Zusammenhänge innerhalb einer Tiergruppe während eines größeren oder kleineren Abschnittes der Erdgeschichte verdeutlichen sollen. Ich brauche nicht daran zu erinnern, daß die baumförmige Darstellung der Abstammungsverhältnisse zunächst auf menschliche Familien angewandt ist, und daß wirkliche Stammbäume, die die verwandtschaftlichen Beziehungen von Individuen zum Ausdruck bringen, nur für von-einander abstammende Tier- und Pflanzenindividuen und nur von der Biologie aufgestellt werden können. Ich brauche nicht darauf hinzuweisen, daß die Stammbäume, in denen die Verwandtschaftsbeziehungen von Arten, Gattungen oder noch höheren systematischen Einheiten grafisch ausgedrückt werden, insofern etwas ganz anderes sind<sup>1)</sup>, und glaube, auch im folgenden in diesem wohlverstandenen übertragenen Sinne von Stammbäumen sprechen zu dürfen<sup>2)</sup>. Es muß zweifellos zugegeben werden, daß solche Stammbäume, wenn sie nicht *cum grano salis* verstanden werden, durchaus irreführend wirken können. Betrachten wir z. B. den oft angeführten, zuerst schon vor 40 Jahren entworfenen Pferdestammbaum, wie er sich nach den neuesten Forschungen<sup>3)</sup> ge-

<sup>1)</sup> O. Hertwig („Das Werden der Organismen“, S. 259—261) hat dies kürzlich wieder klar hervorgehoben.

<sup>2)</sup> Wer das Wort Stammbaum nicht liebt, sage etwa „schematisches Entwicklungsdiagramm“.

<sup>3)</sup> Zittel-Schlosser, Grundzüge der Paläontologie, II. Abt., Vertebrata (1911), S. 463.

staltet. In diesem Entwicklungsschema, in dem übrigens nur ein fast gar nicht verzweigter Stamm erscheint, erscheinen nur Gattungen, was allein schon zeigt, daß er nur summarisch verstanden werden darf. Sein Anblick muß ja sofort Fragen wie die folgenden auslösen: Wie viel Arten gab es denn von den einzelnen Gattungen? Hat sich aus der Gattung *Eohippus* Art A erst die Art B, dann die Art C und aus dieser etwa dann *Orohippus* entwickelt oder entstand aus *Eohippus* Art A die Art A der Gattung *Orohippus*, aus *Eohippus* Art B die Art B von *Orohippus* usf.? Darüber gibt der Stammbaum keine Auskunft, und dabei finden wir doch in der Natur nur Arten und keine Gattungen. In der Tat wird denn ja auch heute in der Paläontologie der Pferdestammbaum nicht so verstanden, als ob er die Reihe der Vorfahren und Nachkommen wie ein genealogischer Stammbaum verzeichnete, sondern man faßt ihn als eine Reihe funktioneller Entwicklungsstadien auf, die durch die Eigenschaften der aufgeführten Gattungen repräsentiert werden. Die einzelnen Gattungen des Stammbaumes zeigen Eigenschaften, die sie als Etappen auf dem Entwicklungsgange kennzeichnen, der von kleinen fünfzehigen Formen mit höckerigen Backenzähnen zu großen einzelzigen mit schmelzfältigen, prismatischen Backenzähnen führt<sup>1)</sup>.

1912 ist ein zusammenfassendes Werk über die kambrischen Brachiopoden aus der Feder von Walcott erschienen<sup>2)</sup>). Nach seinen Angaben und nach dem von ihm entworfenen Stammbaum (s. Fig. 1) lassen sich die Ergebnisse, die von ihm bezüglich der Entwicklung der kambrischen Brachiopoden erzielt sind, folgendermaßen zusammenfassen:

Die drei großen Gruppen der kambrischen Brachiopoden treten im Unterkambrium getrennt nebeneinander auf. Die primitiven Atremata, bei denen der Stiel ohne besondere Öffnung zwischen den Klappen austritt und die eine Schale aus Horn und Kalkphosphat besitzen, erscheinen, soweit darüber Urkunden vorliegen, nicht früher als die mit einer Schale aus Kalkkarbonat versehenen Neo- und Protremata. Es gehören freilich zu den Atremata Formen, die am meisten an das Protegulum, die Urschale der Brachiopoden, erinnern; vor allem die Gattung *Rustella*. Will man aber die drei großen Gruppen auf eine gemeinsame Stammform zurückführen, so kann man als solche nur eine hypothetische annehmen, und ebenso sind alle Hauptverzweigungsstellen des Walcott-

<sup>1)</sup> Vergl. hierzu Abels Ausführungen („Allgemeine Paläontologie“ (1912) S. 123—136) über Anpassungs-, Stufen- und Ahnenreihen.

<sup>2)</sup> J. D. Walcott, Cambrian Brachiopoda. Monogr. U. S. Geol. Surv. LI.

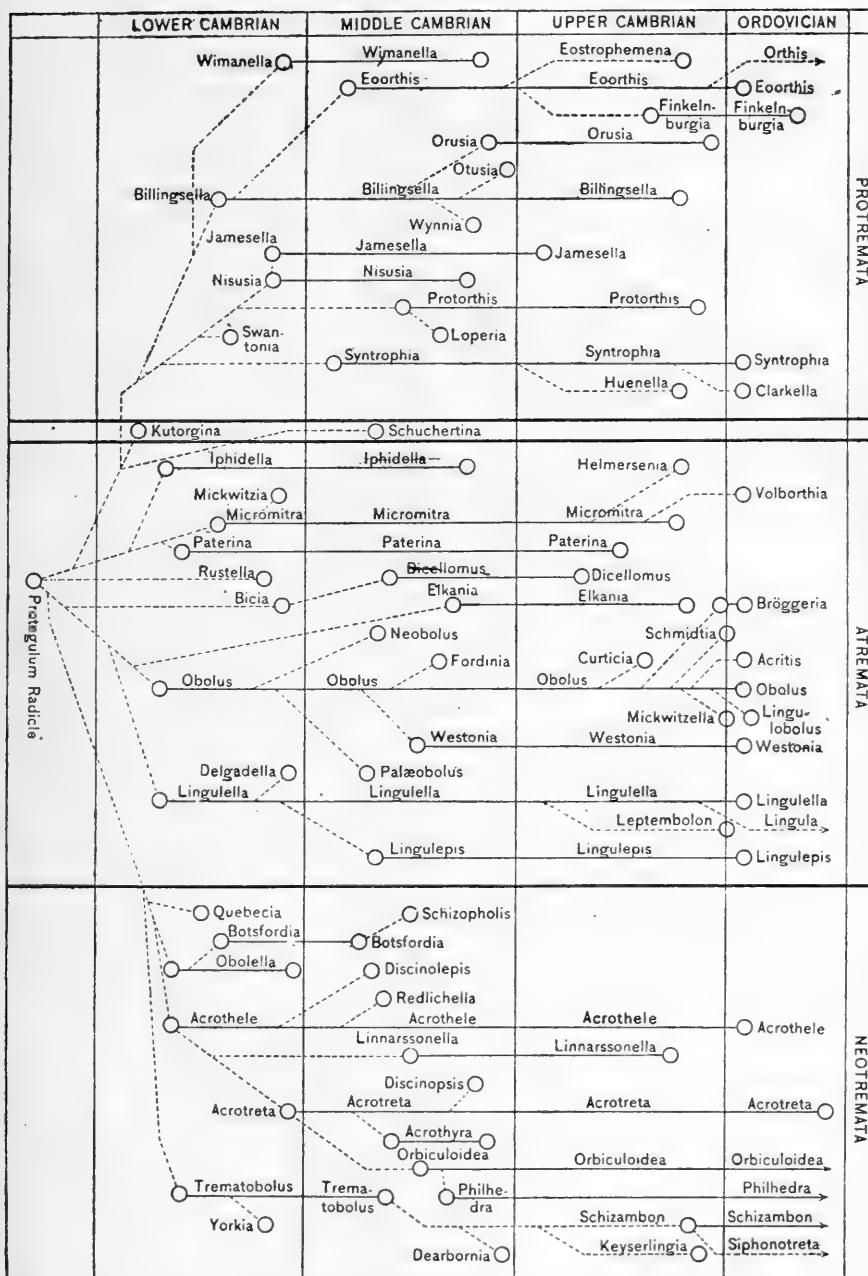


Fig. 1. Entwicklung der kambrischen Brachiopodengattungen. Nach Walcott.

schen Stammbaumes rein hypothetisch und liegen rückwärts von dem historisch bekundeten Anfang der fossilen Brachiopoden-Stammreihen. Was in dem Walcottschen Stammbaum in genetische Beziehungen gesetzt wird, sind Gattungen<sup>1)</sup> und Familien<sup>2)</sup>, keine Arten. Diese Gattungen (und Familien) erscheinen plötzlich, leben mit annähernd gleichen Charakteren während des Kambriums fort und setzen dann ins Silur hinein oder hören im Kambrium oder am Ende desselben ebenso plötzlich auf, wie sie begonnen haben. Manche dieser durchgehenden Gattungen gehören zu den konservativen Typen, die durch ganze Formationsreihen weiter leben. Was man also bei diesen Brachiopoden in stammesgeschichtlicher Hinsicht greifbar vor sich hat, das sind parallel nebeneinander verlaufende Stammreihen, die getrennt sind, soweit man sie rückwärts verfolgen kann. Wir kennen weder Übergangsglieder zwischen der hornschaligen und der kalkschaligen Gruppe noch zwischen den einzelnen Gattungen. Nur lassen sich vermutungsweise von den Stämmen Seitenzweige ableiten. An diesen steht immer nur eine einzelne Gattung.

Wo die einzelnen Gattungen größtenteils durch die ganze kambrische Zeit so ziemlich in der gleichen Ausbildung verharren, scheint es mir recht zweifelhaft, ob die verschiedenen Stämme nach rückwärts wirklich so rasch konvergieren, wie Walcott zeichnet. Man könnte denken, daß bei der Zeichnung die Rücksicht auf die Breite des zum Drucke verwandten Papiers eine Rolle gespielt hat: aber Walcott spricht tatsächlich von der raschen Divergenz der Urform. Wollen wir die Zeichnung Walcotts in Worte übersetzen, so müssen wir sagen, daß eine plötzliche Variation der Urform in großer Breite erfolgt sei, dann aber aufgehört hat, so daß nun die relativ plötzlich entstandenen Formengruppen ohne wesentliche Änderung nebeneinander fortleben. Mir erscheint es natürlicher, weil dem späteren Verlauf der Entwicklung mehr entsprechend, den Ort der protekularen Urform um zwei Breiten des Walcottschen Stammbaumes nach rückwärts zu versetzen, wodurch dann das Konvergieren der Stammreihen viel allmählicher wird. Walcott berücksichtigt nicht genug unsere Unkenntnis der vor-kambrischen Faunen, deren Vorhandensein doch eine wohl allgemein anerkannte Forderung ist, besonders wenn man die hohe Entwicklung und starke Differenzierung berücksichtigt, die andere Tiergruppen, wie z. B.

<sup>1)</sup> Walcott Fig. 18.

<sup>2)</sup> Walcott Fig. 17.

die Würmer, bereits im Kambrium aufweisen, worüber uns gerade Walcotts Forschungen so schön unterrichtet haben. Wenn man aus dem Walcottschen Stammbaum alles Hypothetische fortläßt, so bleibt eine Anzahl parallel nebeneinander fortlaufender Stammreihen übrig.

Ebenfalls 1912 hat Jackson als Frucht langjähriger Studien eine Phylogenie der Seeigel veröffentlicht<sup>1)</sup>. In seinem schönen großen Werke nimmt zwar eigentlich die Stammesgeschichte der Echiniden den geringsten Raum ein; aber wir wollen nicht das Fehlende vermissen, sondern das von Jackson Gebotene dankbar nehmen und prüfen, zu welchem Ergebnisse ein Forscher kommt, der die gesamten paläozoischen Seeigel auf das genaueste untersucht und in seiner Sammlung einige 50'000 fossile Seeigel vereinigt hat.

Der älteste bekannte fossile Seeigel ist *Bothriocidaris* aus dem mittleren Untersilur von Estland. Er ist merkwürdigerweise zugleich der erste fossile Seeigel, der jemals abgebildet worden ist (von Aldrovanus im Jahr 1618). Man hat bei dieser Gattung drei Arten unterschieden. Von der einen Art kennt man nur ein, von der zweiten zwei und von der dritten auch nur einige wenige Exemplare. Jackson betont nachdrücklich, daß *Bothriocidaris* die Stammform ist, von der alle anderen Seeigel abstammen. Seine Merkmale sind durchaus primitiv und deshalb wird ihm die Stellung an der Wurzel des ganzen Stammbaumes gegeben (Fig. 2). Im übrigen erscheinen in diesem von den paläozoischen Seeigeln zwar die Gattungen, von den späteren aber nur die Ordnungen, Unterordnungen und Familien. Zeichnet man den von Jackson sehr unübersichtlich angeordneten Stammbaum etwas anders, indem man dabei namentlich auch die geologischen Zeiträume einigermaßen ihrer verschiedenen Dauer nach darzustellen versucht (Fig. 3), so sieht man, daß nach Jacksons Auffassung die vier Ordnungen, die er bei den Seeigeln unterscheidet, als getrennte Stämme nebeneinander herlaufen. Ja, innerhalb der *Perischoechinoida*<sup>2)</sup> haben die vier unterschiedenen Familien (*Lepidocentridae*, *Archaeocidaridae*, *Palaechinidae* und *Lepidesthidae*) keine urkundlich vorhandene, d. h. fossil erhaltene Stammform, sondern sind von vornherein getrennt, so daß die Vereinigungsstelle dieser Reihen ebenso hypothetisch ist wie die Verbindung

<sup>1)</sup> R. T. Jackson, Phylogeny of the Echini, with a revision of palaeozoic species. Mem. Boston Soc. of Nat. History, Vol. 7.

<sup>2)</sup> Der Name dieser Ordnung ist auf dem umgezeichneten Stammbaum (Fig. 3) weggelassen.

Wilckens.

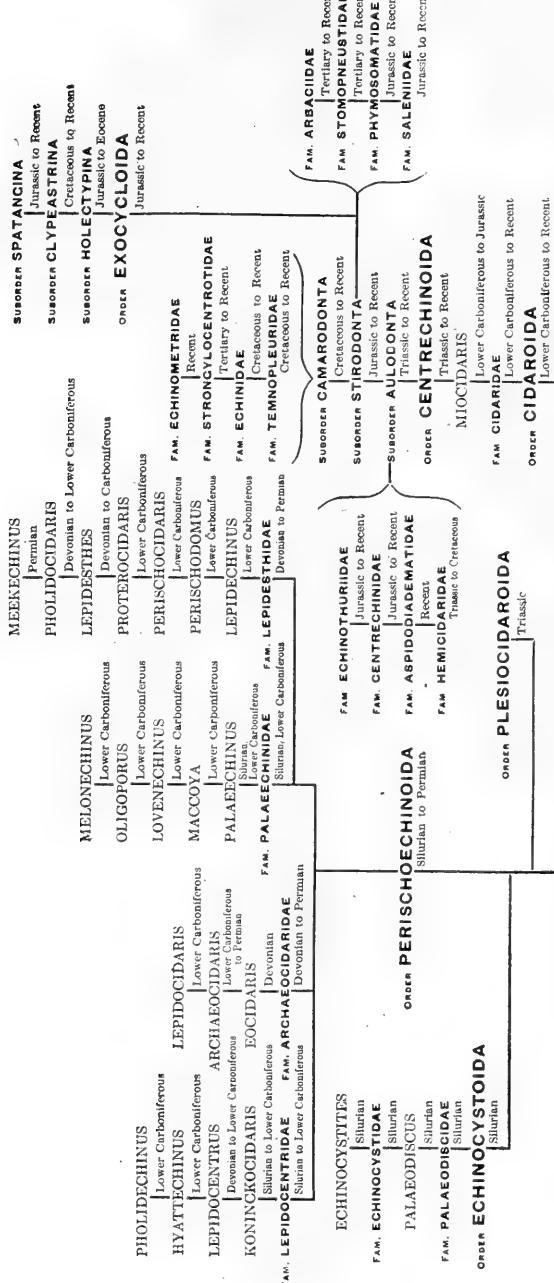


Fig. 2. Phylogenetische Klassifikation der Echinoida. Nach Jackson.

mit *Bothriocidaris*. Keine der Ordnungen ist mit der anderen verwandt außer durch *Bothriocidaris*, den Adam der Seeigel.

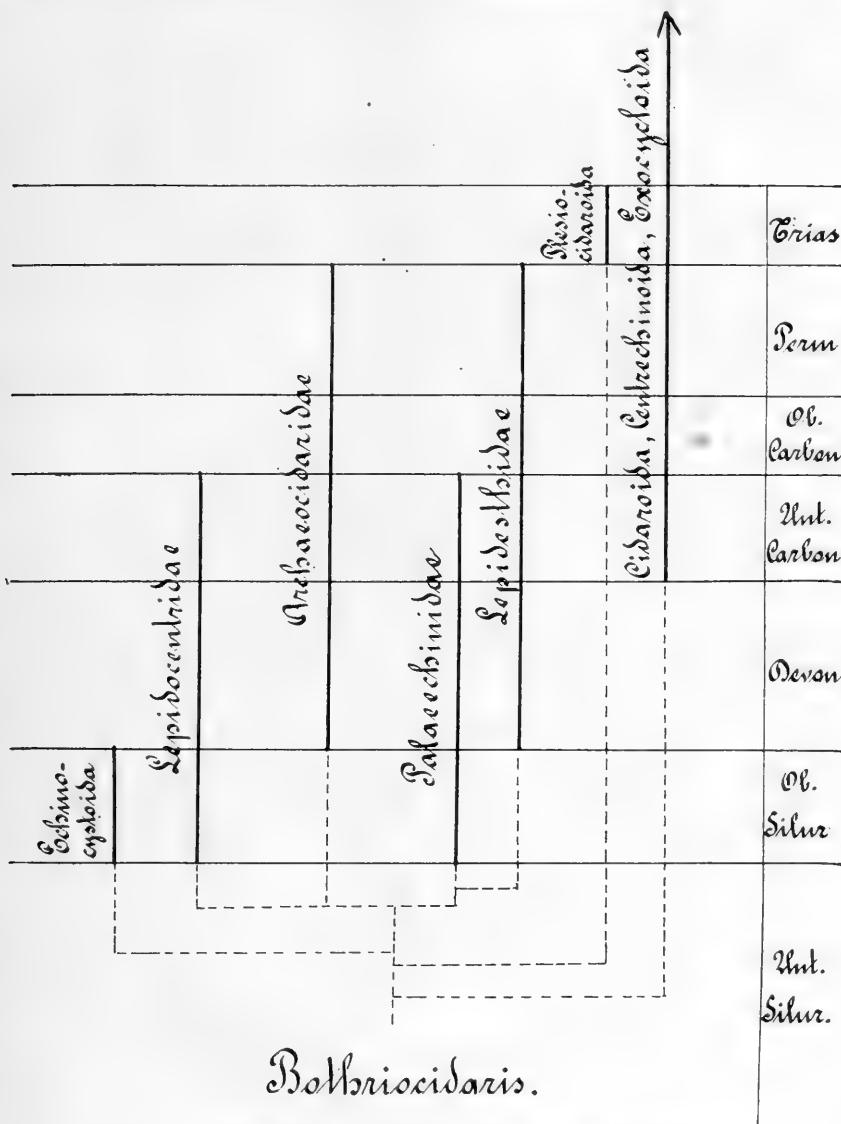


Fig. 3. Stammgarbe der Seeigel. (Umzeichnung der Fig. 2.)

Die große Mehrzahl der paläozoischen Seeigel hat nach Jackson mit der vierten Ordnung, den *Cidaroida* und den von dieser abzuleitenden

anderen jungen Ordnungen, deren Gesamtheit fast alle mesozoischen und känozoischen Seeigel angehören, nichts zu tun. Als Stammvater dieser ganzen Gruppe wird *Miocidaris* betrachtet, der im Unterkarbon beginnt und der erste Seeigel mit zwei Plattenreihen in jedem Ambulakrum ist. Auch dieser *Miocidaris* aber soll aus guter alter Familie sein, nämlich aus derjenigen der *Bothriocidaris*. Als Vorläufer von *Bothriocidaris* kommen nach Jackson *Cystoidea* in Betracht. Die irregulären Seeigel leitet er von den Saleniden ab.

Auch auf dem Jacksonschen Echinidenstammbaum erscheinen also mehrere Reihen, die plötzlich anfangen und nur hypothetisch von einer primitiven Stammform abgeleitet werden können, sich getrennt voneinander entwickeln und z. T. ebenso plötzlich aufhören, wie sie begonnen haben.

Auch von diesem Stammbaum gilt, daß das rückwärtige Zusammenlaufen von Stämmen, die getrennt und parallel durch lange geologische Perioden hindurchgehen, als viel zu plötzlich angenommen wird und daß man viel vorsichtiger sein muß, wenn man eine (doch vielleicht nur zufällig uns allein überkommene) primitive Form direkt zum Stammvater einer ganzen Klasse stempeln will. Es ist das eine ganz ungeologische Betrachtungsweise, die die Tatsache der durch die geologischen Verhältnisse notwendigen Lückenhaftigkeit in der Überlieferung der vorweltlichen Organismen in ungebührlicher Weise vernachlässigt.

Als dritten wollen wir den von Handlirsch<sup>1)</sup> entworfenen Stammbaum der Insekten betrachten (Fig. 4). Die ältesten bekannten Insekten sind die *Palaeodictyoptera* des unteren Oberkarbons. Sie vereinigen in ihrer Organisation zahlreiche durchaus primitive Merkmale und entsprechen genau der Vorstellung, die man sich vom Urtypus der Insekten machen muß, freilich nicht auf Grund einer verfehlten Benutzung des lebenden Materials, durch das man dazu verführt worden ist, die ungeflügelten *Thysanura*, *Campodeen*, *Myriapoden* und *Peripatus* als Urinsekten zu bezeichnen, sondern auf Grund der Geschichte der Insekten, wie sie das fossile Material erschließt. Die Primitivität der Palaeodictyopteren liegt besonders in der Homonomie der Flügel, in deren Geäder, das in den Hauptzügen dem von Comstock und Needham

<sup>1)</sup> A. Handlirsch, Zur Paläontologie und Phylogenie der Insekten. Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererbgs., Bd. 1, S. 239—252, 1907.

Derselbe, Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Blatt IX bei Seite 1290.

auf Grund ontogenetischer Studien ermittelten Schema des Urinsektenflügels entspricht, ferner in der Beweglichkeit der Flügelpaare nur in

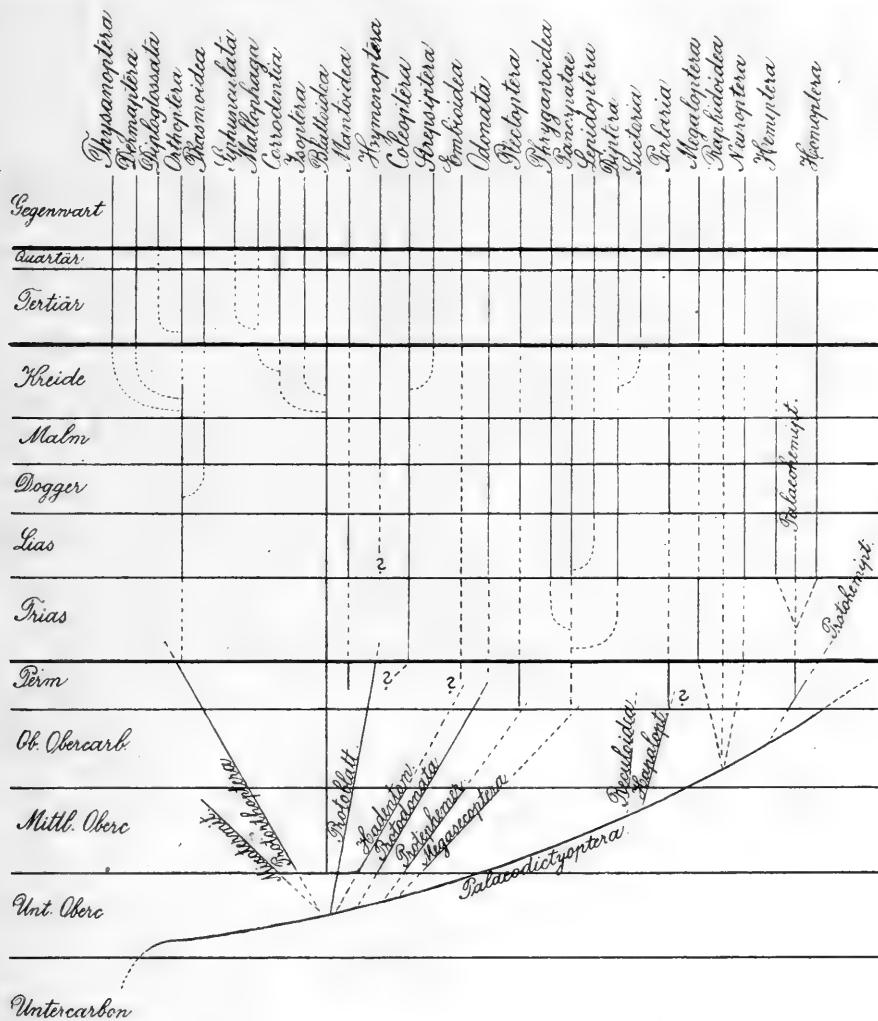


Fig. 4. Stammbaum der geflügelten Insekten. Nach A. Handlirsch.

senkrechter Richtung, ihrer Unabhängigkeit voneinander, in der homonomen Segmentierung des ganzen Körpers, im Vorhandensein flügelartiger Anhänge am ersten Thorakalsegment und dergl. mehr. Die

Paläodictyopteren waren heterometabol, d. h. sie durchlaufen in der Ontogenie eine unvollkommene Umwandlung.

Vom mittleren Oberkarbon ab finden sich neben den Paläodictyopteren die sogenannten Übergangsordnungen der *Protorthoptera*, *Protobattoidea*, *Protodonata*, *Protephemeroidea* u. a. Auch erscheinen noch im Oberkarbon als erste der jetzt noch lebenden Ordnungen die Blattoideen. Im Perm gibt es keine Paläodictyopteren mehr, nicht, weil sie ausgestorben wären, sondern weil sie sich in höher organisierte Formen umgebildet haben.

Nach Handlirsch müssen die Ephemerooideen (Eintagsfliegen), die Odonaten (Libellen), die Perlarien (Afterfrühlingsfliegen), die Embiden, Blattoideen (Schaben), Orthopteren (Heuschrecken) und die Hemipteroiden (Halbflügler), also sieben Gruppen der Heterometabolen (Insekten mit unvollkommener Verwandlung) unmittelbar und selbständige aus Paläodictyopteren hervorgegangen sein. Sie sind unter sich nur über die Paläodictyopteren verwandt. Auch die Holometabolen, bei denen die Flügel nicht allmählich, sondern erst während des ruhenden Puppenstadiums erscheinen, bilden mehrere Reihen, in denen die Holometabolie selbständig entstand. Zu einer solchen Reihe gehören die *Megaloptera* (Ameisenjungfern), *Raphidoidea* und *Neuroptera* (Netzflügler), die weder von anderen Holometabolen noch von Heterometabolen abgeleitet werden können, sondern nur von Paläodictyopteren. Die Panorpaten, aus denen sich die *Lepidoptera* (Schmetterlinge) und die Phryganoiden entwickelt haben, bilden eine neunte selbständige Entwicklungsreihe. Die Käfer leitet Handlirsch mit einem „wahrscheinlich“ und „vermutlich“ von Protobattoideen ab. Die Hymenopteren stammen nach seiner Ansicht entweder direkt von den Paläodictyopteren oder von blattoideenartigen Formen.

Es gehen also die verschiedenen Unterklassen der Insekten zum überwiegenden Teil unmittelbar von Paläodictyopteren aus und entwickeln sich getrennt und parallel nebeneinander, wobei gewisse Merkmale wie z. B. die Holometabolie von einzelnen Reihen selbständig erworben werden. Das rasche Zusammenlaufen einer Anzahl von Stammreihen in die Paläodictyopteren im unteren Oberkarbon auf Handlirschs Stammbaum ist erstens hypothetisch und zweitens aber vielleicht auch dadurch bedingt, daß oben für Tertiär und Gegenwart eine Anzahl junger Gruppen für die Einzeichnung Platz finden müssen. Ebenso ist die Darstellung der Ausdehnung der geologischen Formationen eine ganz

verkehrte und ungleiche<sup>1)</sup>). Unter Ausmerzung dieser Fehler bekommt das Schema der Insekten-Phylogenie (bei Weglassung einiger Gruppen) etwa das Bild, wie es der obere Teil der Fig. 7 zeigt.

Handlirsch hat sich auch über den Ursprung der Paläodictyopteren geäußert. Er leitet sie von Trilobiten ab, die ihrerseits wieder von unbekannten vorkambrischen Polychäten herkommen sollen. Urkundliches Material für die Umbildung der Trilobiten in Insekten liegt nicht vor.

Als letzten wollen wir einen Stammbaum aus dem Kreise der Wirbeltiere betrachten und wählen dazu Hays Schildkrötenstammbaum<sup>2)</sup>. Der Ursprung der Schildkröten ist unbekannt. Sie erscheinen in der Trias Deutschlands fix und fertig mit dem bezeichnenden Merkmal des Rücken- und Bauchpanzers. So wenig, wie man die Schildkröten mit Sicherheit auf bestimmte Vorläufer zurückführen kann, so wenig kennt man bis jetzt innerhalb der Schildkröten eine Ausgangsform, von der ihre einzelnen Familien sich entwickelt haben könnten. Wenn wir auch gewisse Familien als *Cryptodira*, andere als *Pleurodira* zusammenfassen, so stehen doch die einzelnen Familien scharf abgegrenzt nebeneinander da, was in Hays Stammbaum zum deutlichsten Ausdruck kommt (Fig. 5). Alle Verbindungslien und Verzweigungsstellen sind hypothetisch, vor allem auch das Zusammenfließen der Äste und Zweige in eine primitive permische Gruppe der *Prochelonida*. Die Lederschildkröte steht ebenso isoliert da wie die Flussschildkröten oder die Chelonien. Die meisten Stämme beginnen im Jura oder in der Kreide, viele auch im Tertiär. Manche verschwinden vom Schauplatz des Lebens ebenso rasch wie sie erschienen sind.

Auch hier bietet sich also das gleiche Bild wie bei den vorher betrachteten Stammbäumen: soweit historisches Material vorliegt, verläuft die Entwicklung in mehreren parallelen getrennten Reihen, deren gemeinsamer Ursprung hypothetisch ist (nur bei den Insekten ist eine Stammgruppe bekannt, von der die einzelnen Stammreihen getrennt ausgehen). Einzelne primitive Formen sind bekannt (*Proganochelys*, *Protterochersis*, *Triassochelys* unter den Schildkröten, *Bothriocidaris* unter den Seeigeln, *Rustella* unter den Brachiopoden; bei den Insekten steht die Sache günstiger): aber es wäre eine große Verkennung der Lücken-

<sup>1)</sup> Ich bin in diesem Punkte ganz anderer Ansicht wie Handlirsch.

<sup>2)</sup> O. P. Hay, The fossil Turtles of North America. Carnegie Institution Publ. Nr. 75, 1908.

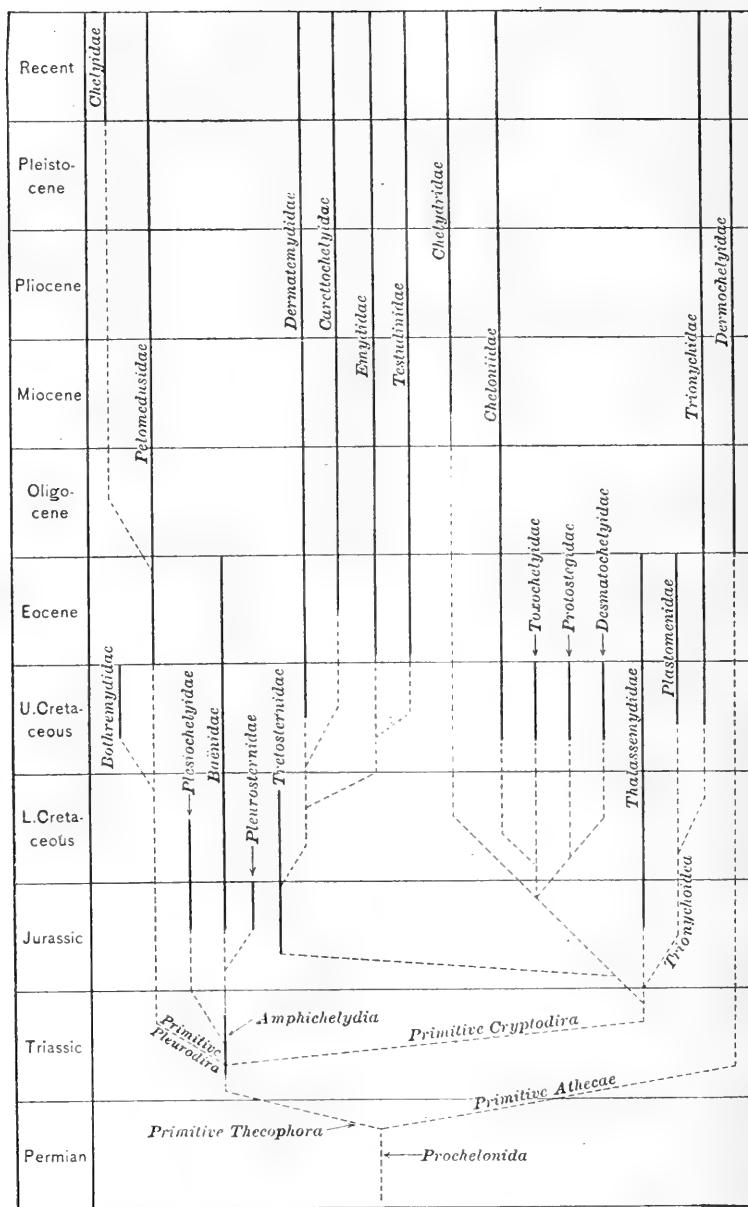


Fig. 5. Stammbaum der Schildkröten. Nach Hay.

haftigkeit des Materials, wenn man diese uns bekannten Formen als ausschließliche wirkliche Stammformen betrachten wollte. Die geologischen Grundlagen der paläontologischen Forschung würden dabei

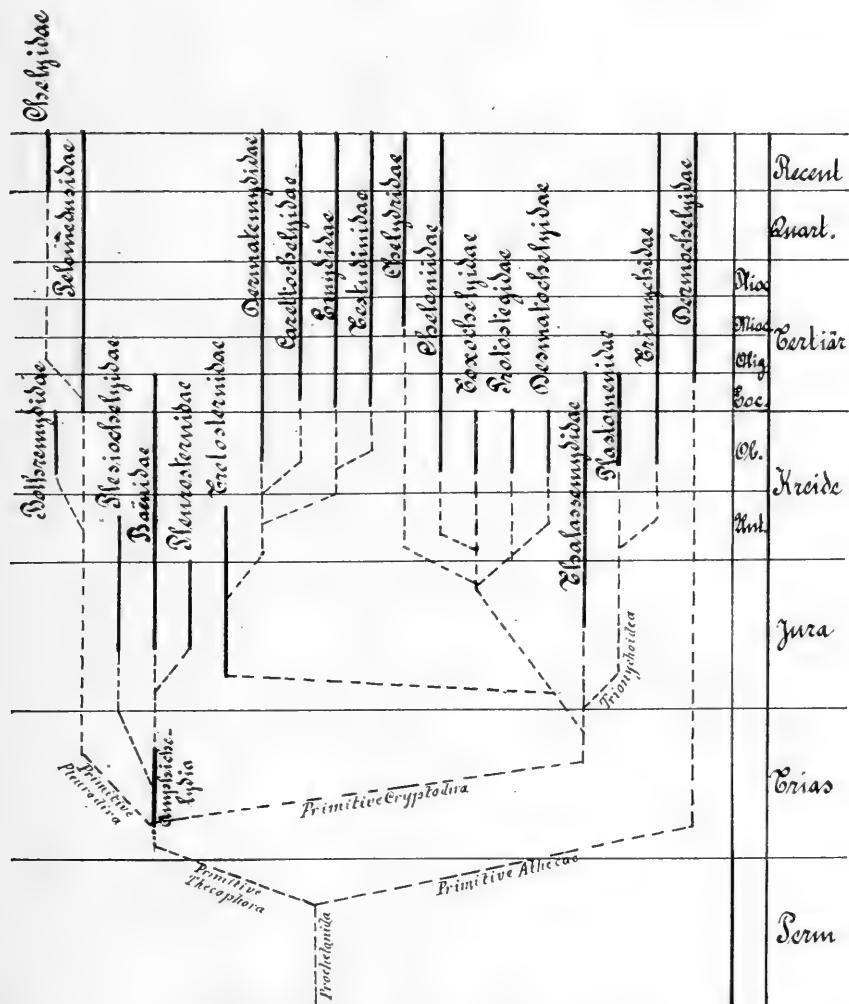


Fig. 6. Stammgarbe der Schildkröten. (Umzeichnung der Fig. 5.)

ungebührlich vernachlässigt werden. Auch Hays Stammbaum stellt die Ausdehnung der geologischen Formationen ganz verkehrt dar, indem er z. B. den Stufen des Tertiärs ein gleich großes Vertikalausmaß gibt

wie der ganzen Trias- und Juraformation, wodurch eine irrite Vorstellung von der Dauer der einzelnen Stämme erweckt wird. In dieser Hinsicht richtiger gezeichnet gewinnt Hays Stammbaum das in Fig. 6 dargestellte Ansehen.

Die vier betrachteten Entwicklungsdiagramme haben das gemeinsam, daß sie ihre hypothetischen Vereinigungslinien der Stämme nach unten sehr rasch zusammenlaufen lassen, während das historisch überlieferte Material nur eine parallele Entwicklung getrennter Stämme nebeneinander zeigt. Wenn wir die hypothetischen Linien wegnnehmen, bleibt ein Schema übrig, das den Namen Stammbaum nicht verdient. Freilich werden ja alle die isolierten Stämme doch durch jene allgemeinen Merkmale zusammengehalten, derentwegen man sie zu einer Ordnung oder Klasse vereinigt. Alle die Stämme des Hayschen Stammbaums sind Schildkröten, alle des Walcottschen Brachiopoden. Ich schlage deshalb vor, diese Darstellungen genetischer Beziehungen innerhalb einer Tiergruppe als Stammgarben zu bezeichnen. Viele einzelne parallel nebeneinander geordnete Stämme werden von einem Bande gemeinsamer Merkmale umschlungen, wie die Halme einer Garbe von dem Strohseil zusammengehalten werden.

Es fragt sich nun, wie diese bezeichnende Form paläontologischer Stammbäume zu erklären ist. Vorweg sei bemerkt, daß keineswegs die betrachteten vier allein die Garbenform aufweisen. Es ließen sich manche andere dafür anführen, z. B. die von Haug<sup>1)</sup> entworfene Stammgarbe der paläozoischen und triadischen Ammoniten, Osborns<sup>2)</sup> Stammgarbe der Rhinoceroten, Depérets<sup>3)</sup> Stammgarbe der Lophodonten, Frechs<sup>4)</sup> Stammgarbe der triadischen Korallen und andere mehr.

Wegen des raschen Konvergierens der hypothetischen Stammlinien nach rückwärts könnte man aus den Stammgarben den Schluß ziehen, daß aus einer Stammform durch eine plötzliche Entwicklung eine Mannigfaltigkeit der Formen entsteht, an die sich parallele Entwicklungsreihen anschließen. So wie wenn eine Rakete platzt und zahlreiche Leuchtkugeln, jede für sich, ihren Weg zum Firmament nehmen, um dann langsam zu erlöschen. Bei den näher betrachteten Stam-

<sup>1)</sup> Haug, *Traité de Géologie* bei S. 858.

<sup>2)</sup> H. F. Osborn, *Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe*. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. Vol. 13, S. 229—267, 1900.

<sup>3)</sup> Ch. Depéret, *Die Umbildung der Tierwelt*. (Übersetzt von R. N. Wegner.) S. 187.

<sup>4)</sup> Lethaea *geognostica*. II. 1. Trias, S. 235.

bäumen liegt diese explosive Entwicklung in deren rein hypothetischem Teil. Das fossile Material zeigt in den Stammgarben eine allmähliche Entwicklung in getrennten Linien und auf ruhigen Bahnen. Man könnte vielleicht die Ansicht vertreten, daß die Entwicklung der *Pterygogenea* nach Handlirsch einen explosiven Charakter zeige. In der Tat ist Handlirsch selbst dieser Ansicht. „So oft durch günstige Konstellation eine Gruppe“, sagt er<sup>1)</sup>, „in für sie günstige Lebensbedingungen kam, erfolgte sofort eine enorme Variation in allerlei Details, und es traten Bildungen auf, die mit dem Wesen der Gruppe in gar keiner direkten Beziehung stehen. Es kam zu einer oft geradezu explosiven Entfaltung und in vielen Fällen zu einer enormen Polymorphie der Details. So verhält es sich mit den Paläodictyopteren, die gleich nach ihrem Auftreten in eine Reihe untergeordneter Formen zersplittern, . . .“ Was aber tatsächlich vorhanden ist, das ist, wenn ich es recht versteh'e, eine Gruppe primitiver Insekten, von deren einzelnen Untergruppen sich die Hauptgruppen der geflügelten Insekten ableiten lassen. Es sind innerhalb der Paläodictyopteren bereits die Ursprungsgruppen für die einzelnen Stämme vorhanden. Wo liegt da die Explosion? Eine solche ist aber nach Handlirsch<sup>1)</sup> für die Blattoideen anzunehmen. Das wäre also ein positives Beispiel für eine explosive Entwicklung, aber sie hält sich, wohl gemerkt, innerhalb eines isolierten Stammes und führt nicht zur Bildung anderer Insektenstämme.

Eine zweite Erklärung für die Garbenform der paläontologischen Stammbäume wäre, daß dieselbe den Mangel unserer Kenntnisse ungewollt zum Ausdruck bringt. Die einzelnen Stämme können möglicherweise in denjenigen Perioden rückwärts konvergieren, aus denen wir keine fossilen Vertreter der Stämme kennen. Die ganze Verzweigung der Brachiopoden läge im Präkambrium, die der Schildkröten im Paläozoikum, die der Seeigel im Silur. Dann müßte man aber, wenn man nicht die explosive Entwicklung annehmen will, nach der garbenförmigen Entwicklung der Stämme an ein sehr langsames Konvergieren nach rückwärts denken und den gemeinsamen Ursprung sehr, sehr weit zurückverlegen. Die Stammgarbe der geflügelten Insekten zeigt uns ja einen getrennten Ursprung fast aller großen Unterklassen aus den primitivsten Stammformen. Sehr auffallend ist es, daß gerade immer vor oder an den Konvergenzpunkten der Faden der Überlieferung ab-

<sup>1)</sup> A. Handlirsch, Die fossilen Insekten, S. 1340.

reißt. Der Charakter der kambrischen Fauna zeigt, daß um diese Zeit schon viele Stämme so getrennt wie heute vorhanden waren. Wir dürfen kaum die Hoffnung hegen, daß uns das Prökambrium jemals umfassende Aufschlüsse über die Entstehung dieser Stämme geben wird. Immerhin hat die Auffassung manche Berechtigung.

Eine dritte Erklärung der Stammgarben wäre folgende: Angesichts der Unabhängigkeit zahlreicher einzelner Stämme in ihrer Entwicklung, die sich aus den betrachteten Stammgarben und noch vielen anderen ergibt (obwohl die Verfasser dieser Stammgarben das fast ausnahmslos nicht erwähnen), und angesichts der Tatsache, daß die Konvergenzpunkte der Stammlinien immer hypothetisch sind, wäre es denkbar, daß viele heutige kleine Tiergruppen isolierte Stammreihen darstellen, die sich, vielleicht mit vielen Änderungen im einzelnen, aber doch mit Erhaltung ihrer wesentlichen Merkmale durch lange Perioden der Erdgeschichte erhalten haben. Wohl meist bezeichnen wir die Endformen einer Stammreihe mit anderen Gattungsnamen als die Anfangsformen; aber deshalb sind es doch noch die gleichen Stämme<sup>1)</sup>. Es bedeutet nur einen kleinen, aber freilich auch folgenschweren Schritt weiter, wenn man nun die Parallelität als noch weiter rückwärts gehend annimmt, als man sie am historisch gegebenen Material verfolgen kann. Der Boden der sicheren Forschung wird zwar damit verlassen und der unsichere der Hypothese betreten; aber das tun alle Stammbaumkonstrukteure, also z. B. in den hier herangezogenen Fällen Walcott, Jackson, Handlirsch und Hay. (Alle Vereinigungen der einzelnen Stammlinien sind in den betrachteten Stammgarben hypothetisch.) So wäre es also z. B. denkbar, daß die Verschiedenheit der Insektenstämme nicht nur bis in die einzelnen Gruppen der Paläodictyopteren, sondern noch weiter in deren Vorfahren zurückgeht, daß also die Insektenstämme, wenn wir uns, um deutlich zu sein, einmal der Annahme Handlirschs von dem Ursprung der Insekten aus Trilobiten anschließen wollen, nicht in getrennten paläodictyopterischen, sondern auch in getrennten trilobitischen, ja womöglich annelidischen Urformen wurzeln (Fig. 7). Das fossile Material bietet hierfür keine Anhaltspunkte. Schon im Devon nehmen die Trilobiten

<sup>1)</sup> Einen guten Beweis für diese Übung liefert uns E. Fraas (Die Meer-Crocodilier [Thalattosuchia] des oberen Jura, unter spezieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*. *Palaeontographica* 49, S. 68), nach dessen Tabelle vier *Metriorhynchusarten* des Oxford in drei *Geosaurus-* oder einer *Dacosaurusart* des Portland fortexistieren. Sollte Fraas das nicht direkt sagen wollen, so möchte ich dann selbst aus dem, was Fraas über diese Crocodilier angibt, diesen Schluß ziehen.

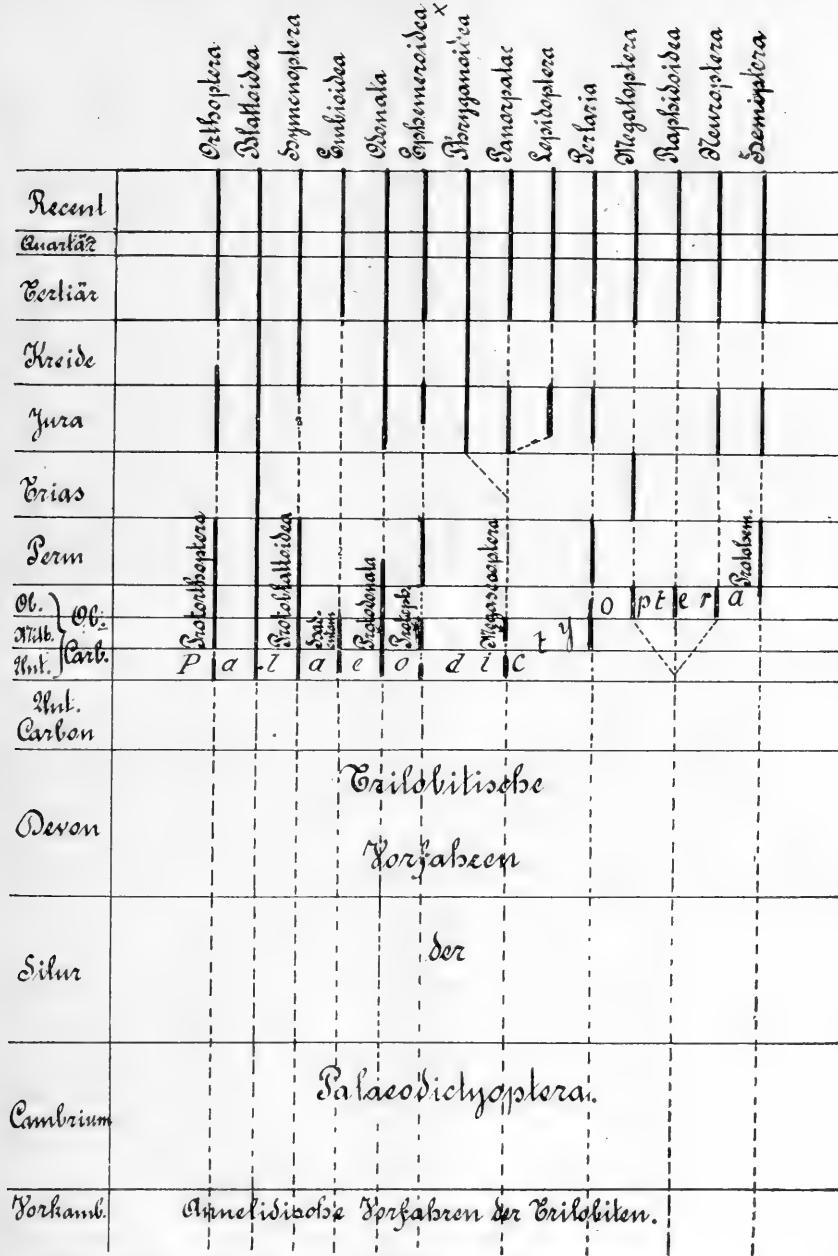


Fig. 7. Stammgarben der geflügelten Insekten. Im oberen Teil Umzeichnung der Fig. 4. Der untere Teil soll die Auffassung verdeutlichen, wonach die Insekten auf verschiedene Trilobitenstämme und diese auf getrennte Annelidenstämme zurückgehen. Um Mißverständnissen vorzubeugen, wird hiermit ausdrücklich hervorgehoben, daß diese Figur nicht wegen der unteren hypothetischen Ergänzung unten als Stammgarbe bezeichnet wird: sondern der obere, nicht hypothetische Teil allein, ist auch schon eine Stammgarbe.

an Formenreichtum sehr stark ab. Will man, wie Handlirsch es andeutet, das zeitliche Zusammenfallen des Verschwindens der Trilobiten und des Auftretens der Insekten als ein Beweismittel für die Entstehung der letzteren aus den ersteren betrachten, so darf nicht vergessen werden, daß wir dann aus Devon und Unterkarbon Insekten oder Übergangsformen kennen müßten, was nicht der Fall ist. Handlirsch spricht sich nicht darüber aus, ob eine Trilobitengruppe allein sich in Urinsekten verwandelt oder ob diese Entwicklung sich auf mehreren Linien vollzogen hat, Steinmann tritt für eine Umwandlung nicht auf einer, sondern auf verschiedenen Linien ein<sup>1)</sup>). Handlirsch leitet ja auch Myriapoden, Arachnoiden u. a. von den Trilobiten ab, also wird er es auch wohl nicht für ausgeschlossen halten, daß verschiedene Trilobitenstämme sich selbstständig in Insekten umgebildet haben. Die Annahme, daß getrennte Wurzeln sich gleichsinnig und in gleicher Richtung entwickelt haben, schließt die Vorstellung in sich, daß manche unserer systematischen Einheiten genetisch keine Einheiten sind oder, wie man es mit anderen Worten ausdrückt, einen polyphyletischen Ursprung besitzen, ferner, daß in den Stämmen eine orthogenetische, auf ein bestimmtes Ziel der Organisation hin gerichtete Entwicklung geherrscht hat.

Leider fehlen, wenn wir bei den vier ausführlicher besprochenen Stammgarben bleiben wollen, auch für diese Umwandlung die Zwischenformen, sowohl zwischen Trilobiten und Insekten, als auch zwischen Cystoideen und Seeigeln, als auch zwischen Schildkröten und Brachiopoden und ihren uns außerdem ja auch noch unbekannten Vorläufern. Die dritte der angegebenen Erklärungen für die Garbenform der Stamm bäume kann nur das für sich anführen, daß sie für die gesamte Entwicklung der Stämme denjenigen Weg annimmt, den der historisch belegte Teil der Entwicklung einschlägt, nämlich denjenigen auf lauter getrennten parallelen Linien.

Wir beabsichtigen umsoweniger, eine Entscheidung für eine der drei als möglich angegebenen Erklärungen der Bedeutung der Stammgarben zu treffen (obwohl wir einige kritische Bemerkungen nicht ganz unterdrücken konnten), als die deszendenztheoretische Literatur dem unparteiischen Beobachter stets aufs neue zeigt, zu wie verschiedenen Schlußfolgerungen über die beim Werden der Organismen eingeschlagenen Wege und wirkenden Ursachen die einzelnen Forscher von ihrem Standpunkte aus getrieben werden. Man sollte sich mit mehr Toleranz be-

---

<sup>1)</sup> Steinmann, Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, S. 202.

gegnen. Uns kam es nur darauf an, mit diesen Darlegungen zu zeigen, daß es in der Paläontologie immer wieder zur Aufstellung von Stammgarben, nicht von Stammbäumen für die historisch überlieferten Tiergruppen gekommen ist, und daß sich anscheinend die Entwicklung der Organismen seit der kambrischen Zeit (mit der allein sich die Paläontologie zu beschäftigen hat) vielfach nicht auf dem Wege einer baumartigen Verzweigung, sondern auf einzelnen Linien vollzogen hat.

## Kleinere Mitteilungen.

### Über die Vererbung von Ohrenlänge beim Schafe.

Vorläufige Mitteilung.

Von Statskonsulent **Chr. Wriedt**, Norwegen.

(Eingegangen 20. März 1918.)

Im Jahrbuch für wissenschaftliche und praktische Tierzucht gab ich folgende Mitteilung über die Vererbung von kurzen Ohren beim Schafe: „Es ist mir verschiedentlich mitgeteilt worden, daß in vielen Gegenden Norwegens unter den alten Schaftypen mit kurzen Schwänzen Tiere mit sehr kurzen Ohren vorkommen. Durch die ausgedehnte Verwendung von Cheviotböcken ist dieser Typus nun beinahe verschwunden. Ich habe fünf Exemplare kennen gelernt. Das erste wurde von mir in Romsdalen angekauft. Die Ohrenlänge dieses Schafes betrug 4 cm. Die Farbe des Schafes war weiß, der Typus im übrigen vollkommen Cheviot. Dieses Schaf brachte mit einem rein gezogenen Oxfordshiredownbock ein Lamm, das deutlich kurzohrig war. Die drei anderen Schafe mit derselben Eigenschaft laufen in der Herde eines Kleingrundbesitzers im Gudbrandstale. Die ganze Herde des Besitzers — 10 Tiere — stammt von einem vor 20 Jahren angekauften Lamm. Es war nie vorgekommen, daß ein Schaf mit normalen Ohren kurzohrige Lämmer gebracht hatte. Diese Eigenschaft scheint also dominant im Mendelschen Sinne zu sein.“

Die drei Tiere waren eine Mutter mit Zwillingsschafen. Die Länge der Ohren der Mutter und der des weiblichen Lammes war 4 cm, die der Ohren des männlichen Lammes 5 cm, während die normale Ohrenlänge bei Cheviotkreuzungen 8 bis 9 cm beträgt. Von den übrigen Schafen in der Herde zeigte keines — trotz der Abstammung — eine Spur von intermediärer Vererbung der Ohrenlänge. Die übrigen sieben hatten alle normale Ohrenlänge.

Rietzman hat im Jahre 1916 einen Aufsatz *Mendelism of short Ears in Sheep* publiziert. Die kurzen Ohren, die in Rietzmans Material vorkommen, waren von genau demselben Typus wie diejenigen, welche ich im Jahre 1914 beschrieben habe. Dies habe ich im Frühjahr 1916 im Cold

Spring Harbour Gelegenheit zu konstatieren gehabt. Rietzman hat Kreuzungen zwischen kurzohrigen und langohrigen Schafen gemacht und er hat sieben kurzohrige und vier langohrige Lämmer von dieser Kreuzung gezüchtet. Von der Paarung kurzohrig  $\times$  kurzohrig hat er vier Lämmer, ein langohriges und drei kurzohrige gezüchtet. Er ist unabhängig von meiner früher ausgesprochenen Vermutung zu dem Resultate gekommen, daß die kurzen Ohren dominant über normale lange Ohren waren. Mittlerweile habe ich von verschiedenen Gegenden Norwegens Mitteilungen über absolut ohrenlose Schafe bekommen und diese Schafe kamen genau in denselben Gegenden vor, wo die kurzohrigen Schafe gezüchtet wurden. Zwischen diesen beiden Eigenschaften war dann irgend ein Zusammenhang zu erwarten, und im Februar dieses Jahres (1918) sah ich auf dem Hofe Herrefosser im Rakkestad (Norwegen) vier Lämmer, die von der Paarung kurzohrig  $\times$  kurzohrig stammten. Zwei von diesen Lämmern waren kurzohrig, aber die zwei übrigen waren absolut ohrenlos. Im ganzen hat man jetzt acht Lämmer, die Nachzucht von kurzohrig  $\times$  kurzohrig sind. Von diesen sind eins langohrig, fünf kurzohrig und zwei ohrenlos. Es scheint also jetzt, daß die kurzohrigen Schafe die Heterozygoten zwischen langohrig und ohrenlos sind.

Jetzt habe ich experimentelle Kreuzungen angefangen, um die Verhältnisse der Ohrenlosigkeit festzustellen. Die Hierarchie der verschiedenen Ohrenlängen beim Schafe, die ja nach den Untersuchungen von Adametz mit den sehr langohrigen Karakulschafen und nach den hier erwähnten ohrenlosen wenigstens von drei verschiedenen Faktoren abhängig sind, ist ja eine quantitative Eigenschaft, die sehr gut zu experimentellen Untersuchungen geeignet ist.

## Referate.

**Adler, Leo. Metamorphosestudien an Batrachierlarven. I. Exstirpation endokriner Drüsen.** A. Exstirpation der Hypophyse. Arch. Entw. Mech., Bd. 39, 1914, S. 21—45, Taf. I. B. Exstirpation der Thymus. Ebenda, Bd. 40, 1914, S. 1—17, Taf. I. C. Exstirpation der Epiphyse. Ebenda, S. 18—32.

**Adler, Leo. Metamorphosestudien an Batrachierlarven. II. Der Einfluß überreifer Eier.** Arch. Entw. Mech., Bd. 43, 1917, S. 343—360, Taf. XI.

**Adler, Leo. Untersuchungen über die Entstehung der Amphibienneotenie.** Arch. ges. Phys., Bd. 164, 1916, S. 1—101, Taf. I—VII.

Die ersten drei, im pathologischen Institut des Schöneberger Krankenhauses (C. Hart) ausgeführten Untersuchungen haben die Wirkung der Entfernung endokriner Drüsen auf Wachstum und Verwandlung von Batrachierlarven zum Gegenstand. Da, wie sich immer mehr herausstellt, die Maß- und Ausbildungsverhältnisse vieler komplexverursachter Rassenmerkmale und Anomalien durch die Sekrete innerer Drüsen bedingt sind und also ihre Erblichkeit wesentlich durch erbliche Eigenschaften der letzteren mitbestimmt sein kann, so haben die Untersuchungen Adlers auch ein rassen- und vererbungsgeschichtliches Interesse.

Adler hat bei Larven von *Rana temporaria* verschiedene innere Drüsen mittels eines Galvanokauters zerstört und also in gewissem Sinne einen umgekehrten Weg eingeschlagen, wie Gudernatsch u. a., welche durch Fütterung von Amphibienlarven mit der Substanz verschiedener innerer Drüsen, bezw. durch Aufzucht in Lösungen der Abbauprodukte und Dialysate dieser Organe (Abderhalden) das Wachstum und die Metamorphose zu beeinflussen vermochten.

Die Exstirpation der Hypophyse ergab bei Adlers Kaulquappen eine Verzögerung der Metamorphose — Mitte November waren im ganzen von den 1200 operierten Tieren noch drei nichtmetamorphosierte Riesenkaulquappen von 60—63 mm Gesamt- und 20—21 mm Körperlänge vorhanden, während die Kontrolltiere schon in der zweiten Hälfte des Juni bei einer Rumpflänge von 12—14 mm ihre Metamorphose vollendet hatten —, ferner wurde ein Zurückbleiben der Gonadenanlagen und eine starke Reduktion der Schilddrüsen festgestellt. Adler meint, daß es die letztgenannte, durch die Hypophysektomie herbeigeführte Veränderung der Schilddrüsen gewesen sei, welche ihrerseits die Hemmung der Metamorphose verursacht habe, entsprechend dem Ergebnis von Gudernatsch, wonach ein Plus von Schilddrüsensubstanz die Verwandlung beschleunigt.

Die Exstirpation der Thymus beeinflußt anscheinend weder Wachstum noch Metamorphose, was zugunsten der Ansicht Hammers sprechen würde,

wonach die Thymus bei Amphibien kein lebenswichtiges Organ darstellt. Dagegen hatten sich bei Adlers Tieren die Gonaden erheblich vergrößert, anscheinend infolge Ausbleibens der regulierenden Wirkung der Thymus. Auch die Schilddrüse war vergrößert, was vielleicht als Hinweis auf eine gewisse Synergie (ein vikarierendes Verhalten) von Schilddrüse und Thymus zu betrachten ist. Gleichzeitig war allerdings, soweit das histologische Bild ein Urteil erlaubt, die Beschaffenheit des Schilddrüsensekrets verändert, so daß also neben einer Hyperfunktion eine Dysfunktion entstanden war.

Die Zerstörung der Epiphyse führte zu unsicheren Ergebnissen, doch ist wohl die in dieser Versuchsreihe durchweg beobachtete Nichtvollendung der Metamorphose mit dem Epiphysenausfall in Zusammenhang zu bringen. Die Keimdrüsen zeigten sich nicht beeinflußt, im Gegensatz zu den Befunden von Foà, der bei epiphysektomierten Hähnchen eine Hypertrophie der Hoden und Kämme fand.

Im zweiten Teil der Metamorphosestudien (1917) knüpft Adler an die bekannte Beobachtung von R. Hertwig u. a. an, wonach Froscheier, welche durch Unterbrechung der Kopulation künstlich im Uterus zurückgehalten und dadurch „überreif“ gemacht werden, eine starke männliche Tendenz erlangen, und er legt sich die Frage vor, ob diese männchenbestimmende Wirkung der Überreife vielleicht darauf beruhe, daß durch letztere zunächst der endokrine Apparat beeinflußt werde. In der Tat ergab sich bei Larven, die aus überreifen Eiern gezogen wurden, eine starke Veränderung der Schilddrüse: Volumvergrößerung, Erhöhung des Epithels, Polymorphie der Follikel, bewirkt durch inter- und intrafollikuläre Epithelwucherungen und durch Konfluenz der Follikel, Schlaffheit der Drüsenvandungen, bedingt durch Verflüssigung des Sekretes u. a. Zum ersten Mal wurde also hier das für eine Basedow-Struma charakteristische Bild künstlich hervorgerufen. Da auch die Thymus eine typische Markhyperplasie (Epithelisierung) zeigte, so ergab sich also auch hier eine gewisse Synergie zwischen beiden Organen und zwar hier im Sinne des schon anderweitig beobachteten Parallelismus (Thymusexstirpation bewirkt bei Säugern eine Verkleinerung der Schilddrüse; bei bösartigen Formen des Basedow finden sich abnorm große Thymusdrüsen u. a.), womit allerdings die eigenen Befunde Adlers bei Fröschen (s. o.) nicht ganz im Einklang stehen.

Alles in allem würde sich also die durch Überreife herbeigeführte Keimplasmashädigung oder konstitutionelle Minderwertigkeit, wie Adler im Anschluß an Hart meint, primär in einer Veränderung der Thymusdrüsen äußern, sekundär kann eine Veränderung der Schilddrüse in Betracht kommen und diese würde vielleicht ihrerseits wieder die Keimdrüsen und das Geschlecht beeinflussen. So scheint sich eine Möglichkeit zu eröffnen, wieder von einer neuen Seite her das Geschlechtsbestimmungsproblem in Angriff zu nehmen.

In der umfangreichen, im Pflügerschen Archiv erschienenen Arbeit wird an der Hand von Temperaturversuchen die spezielle Frage nach den Ursachen der Amphibieneotenie behandelt. Als Ursachen sind bisher sehr verschiedene äußere und innere Faktoren angenommen worden: so steile Ufer, Dunkelheit, hoher Luftgehalt des Wassers, niedrige Temperatur, besonders wenn sie rasch auf sehr hohe Temperaturen folgt, frühzeitiges Herauspräparieren aus dem Uterus, Verletzungen u. a., von inneren Faktoren spielen bei der Erörterung des Problems individuelle Verschiedenheit, Vererbung und Rückschlag eine Rolle. Ein ganz neuer Gesichtspunkt wurde durch Gudernatsch eingeführt, der durch Fütterung von Temporalialarven mit

Kalbsthymus eine Verzögerung der Metamorphose und die Entstehung von Riesenkaulquappen wirkte, während frische Pferdethyreoidea die Verwandlung beschleunigte und die Bildung winzig kleiner Zwergfrösche herbeiführte. Aus diesen und anderen Versuchen, so von Babák, der die Verwandlung von Siredon durch Fütterung mit Rinderthyreoidea beschleunigte, und von Adler selbst (s. oben dessen hypophysektomierte Riesenkaulquappen), scheint jedenfalls soviel hervorzugehen, daß tatsächlich die Blutdrüsen in Einzel- oder Korrelativwirkung die Metamorphose regulieren, und daß bei Störungen des endokrinen Apparats, bei Hypo-, Hyper- oder Dysfunktion einer oder mehrerer Drüsen die Metamorphose einen pathologischen Verlauf nimmt. Es lag nun weiter nahe, anzunehmen, daß die oben genannten äußeren Faktoren zunächst die Funktion der inneren Drüsen und erst durch Vermittlung dieser Wachstum und Verwandlung beeinflussen. Um diese Zusammenhänge zu prüfen, wurden Parallelversuche mit Temporarien aus klimatisch sehr verschiedenen Örtlichkeiten, nämlich aus der Umgebung Spandaus, aus Pirano an der Adria und aus den Stubai-Alpen, angestellt, und zwar wurden in Kopula befindliche Pärchen aus den genannten Gegenden nach Berlin befördert. Es ist bemerkenswert, daß von fünf aus Pirano gesandten Pärchen zwei während der 22stündigen Eisenbahnfahrt in Kopula blieben und reichlichen Laich lieferten. Es wurden dann mit Larven aus allen diesen Zuchten sowohl reine Hitzeversuche ( $28^{\circ}$  C), wie auch Kälte-Hitze- (zuerst  $8-10^{\circ}$ , dann  $31^{\circ}$ ) und Hitze-Kälteversuche (zuerst  $31,5^{\circ}$ , später  $10^{\circ}$ ) angestellt, wobei die einzelnen Gruppen je nach ihrer natürlichen Anpassung an ein wärmeres oder kälteres Klima in bezug auf die Schädigung bemerkenswerte Abweichungen zeigten. Im allgemeinen ergeben die Versuche eine Verlangsamung des Wachstums und eine Verzögerung der Metamorphose, insbesondere wurden in einer Hitze-Kältekultur von Alpentieren Riesenkaulquappen gezogen, die ihre sehr spät begonnene Umwandlung nicht vollendeten und vollkommen aussahen wie neotenische Tiere (vergl. auch die hypophysektomierten Larven).

Die Auffassung, daß bei diesen Erscheinungen der endokrine Apparat eine Rolle spielt, wurde gestützt durch eine parallelaufende histologische Untersuchung zunächst der Schilddrüse. Vor allem ergab sich, daß auch bei nichtbehandelten Larven und metamorphosierten Fröschen je nach deren Herkunft die Schilddrüsen verschieden gebaut sind. Die Alpentiere besitzen relativ große Schilddrüsen mit zahlreichen kleinen Drüsenbläschen, die Adriatieri relativ kleine Schilddrüsen mit wenigen, aber sehr weiten Follikeln, während die deutsche Form eine Mittelstellung einnimmt. Aufzucht bei hohen Temperaturen ruft Veränderungen der Schilddrüsen im Sinne einer Verringerung der Follikelzahl, überhaupt einer Verkleinerung und Atrophie des Organs hervor, während bei Kälte, die offenbar große Thyreoideen nötig macht, die Drüsenepithelien sich stark erhöhen und intra- und interfollikuläre Wucherungen erzeugen, so daß die ganzen Drüsen um ein Vielfaches die normale Größe übertreffen und, ähnlich wie bei Larven aus überreifen Eiern (s. oben), das Bild einer Basedow-Struma darbieten können. Daß bei einer Hitze-Kältekultur, wie wir sahen, trotz der bei Eintritt der Kälteperiode auftretenden Epithelwucherung und Vergrößerung des ganzen Organs die Metamorphose nicht durchgeführt wurde, sondern neotenische Riesenkaulquappen entstanden, wird so erklärt, daß in solchen Fällen die Schilddrüsen trotz Hyperfunktion doch nicht imstande sind, die für die Metamorphose nötigen Stoffe zu beschaffen, da in der Kälte der Gesamtorganismus die Sekrete zu stark nötig hat.

So sind im einzelnen noch manche Deutungsschwierigkeiten vorhanden und der Verf. bekennt selbst, daß die Untersuchungen zunächst nur im allgemeinen zeigen können, wie und auf welchem Wege äußere Lebensbedingungen die Merkmale der Organismen zu verändern imstande sind. In der freien Natur sind die durch den endokrinen Apparat vermittelten Einflüsse der Außenwelt natürlich viel komplizierterer Art und speziell bei der Neotenie können außer der Temperatur noch viele andere Momente eine ätiologische Rolle spielen.

V. Haecker.

**Shearer, C., de Morgan, W. and Fuchs, H. M. On the experimental hybridization of Echinoids.** Phil. Transactions, Roy. Soc. London 204 B. S. 255.

Die Verf. beginnen ihre 1913 erschienene Arbeit mit einer Übersicht ihrer in den Jahren 1909—12 gewonnenen Resultate, die z. T. bereits anderweitig veröffentlicht wurden. Zur Bastardierung wurden benutzt: *Echinus acutus*, *Echinus esculentus* und *Echinus miliaris*. Von diesen drei Arten sind *E. acutus* und *esculentus* nahe miteinander verwandt und durch Zwischenformen verbunden, die nach Ansicht der Verf. möglicherweise als in der Natur vorkommende Kreuzungsprodukte aufzufassen sind. *E. miliaris* hingegen unterscheidet sich leicht von den beiden andern Formen.

Bei der Besprechung der Seeigelkreuzungen anderer Autoren heben die Verf. hervor, daß die sich häufig widersprechenden Angaben z. T. wohl darauf zurückzuführen sind, daß meistens sehr junge Plutei miteinander verglichen wurden, d. h. also Merkmale, die, wie z. B. das Skelett des achtarmigen Pluteus, großen Variationen unterworfen sind und besonders leicht durch ungünstige Zuchtbedingungen stark beeinflußt werden. Aus diesem Grunde legen die Verf. besonderen Wert auf die Feststellung exakter, nicht variabler Merkmale, von denen sie zwei besondere Beachtung schenken. Es sind dies die hinteren Epauletten, die bei *E. esculentus* und *E. acutus* auftreten, aber bei *E. miliaris* fehlen, und grüne Pigmentansammlungen, die nur den Larven von *E. miliaris* eigentümlich sind. Da diese beiden Charaktere nur auf späten larvalen Stadien auftreten, so leistete den Verf. gute Dienste die von ihnen ausgearbeitete Zuchtmethode, mit deren Hilfe es ihnen leicht gelang, die Seeigel bis zur Metamorphose und bis zu geschlechtsreifen Individuen zu bringen.

Die in den Jahren 1909—1911 gewonnenen Bastardierungsresultate lassen sich in der folgenden Tabelle zusammenfassen:

1909—1911.

		Grünes Pigment	Hinterne Epauletten
Stammformen . . .	<i>E. esculentus</i> und <i>E. acutus</i>	0	+
	<i>E. miliaris</i>	+	0
Bastarde . . .	<i>Esc. ♀ × Mil. ♂</i> und <i>Ac. ♀ × Mil. ♂</i>	0	+
	<i>Mil. ♀ × Esc. ♂</i> und <i>Mil. ♀ × Ac. ♂</i>	+	0

Es zeigte sich, daß die beiden untersuchten Merkmale, grünes Pigment und Epauletten, stets durch die Eier vererbt werden.

Merkwürdigerweise fielen im Jahre 1912 diejenigen Versuche anders aus, bei denen *E. miliaris* als Weibchen benutzt wurden. Es entstanden mit

wenigen Ausnahmen Larven mit väterlichen Charakteren, sowohl bei der Kreuzung *Mil.* ♀ × *Esc.* ♂ als bei *Mil.* ♀ × *Ac.* ♂. Die reziproken Kreuzungen hingegen verhielten sich, wieder mit geringen Ausnahmen, wie in den vorhergehenden Jahren. In Tabellenform ergibt sich also:

	1909—1911		1912	
	grünes Pigment	hintere Epauletten	grünes Pigment	hintere Epauletten
<i>Mil.</i> ♀ × <i>Esc.</i> ♂ und <i>Mil.</i> ♀ × <i>Ac.</i> ♂	+	0	0	+
<i>Esc.</i> ♀ × <i>Mil.</i> ♂ und <i>Ac.</i> ♀ × <i>Mil.</i> ♂	0	+	0	+

Der Schilderung der Kreuzungsresultate lassen die Verf. eine Übersicht der zytologischen Untersuchung ihres Materials folgen, die von Doncaster und Gray<sup>1)</sup> ausgeführt wurde. Aus dieser geht hervor, daß stets eine wirkliche Verschmelzung des männlichen und weiblichen Chromatins stattgefunden hat, daß jedoch bei einigen der Kreuzungen eine Elimination von einigen wenigen Chromosomen stattfindet. Diese ist besonders deutlich in den Fällen, wo *E. acutus* als Mutter fungiert, also bei *E. ac.* ♀ × *E. asc.* ♂ und bei *E. ac.* ♀ × *E. mil.* ♂, und geht mit einer bläschenförmigen Degeneration der Chromosomen Hand in Hand. Bei den Kreuzungen *E. mil.* ♀ × *E. esc.* ♂ und *E. mil.* ♀ × *E. ac.* ♂ sind nur geringe Unregelmäßigkeiten bei der ersten Teilung zu beobachten, indem nur bei einem Teil der untersuchten Eier einige wenige Chromosomen sich nicht rechtzeitig spalten und so als Ganzes in einen der Tochterkerne eingeschlossen werden. Keine Elimination wurde bei *E. esc.* ♀ × *E. mil.* und *E. esc.* ♀ × *E. ac.* beobachtet.

Es scheint mir, als ob diese zytologischen Beobachtungen uns keine Aufklärung über die Vererbungserscheinungen bei den Bastarden geben. Besonders ist es merkwürdig, daß trotz der Chromatinelimination gesunde Bastarde gezüchtet werden können. Die Hypothese der Verf., daß bei den Kreuzungen mit *E. ac.* ♀ die mütterlichen Chromosomen degenerieren, bedarf wohl auch noch näherer Begründung.

Die Diskussion der Versuchsresultate beschäftigt sich hauptsächlich mit zwei Fragen, deren erste über den verschiedenen Ausfall der reziproken *Echinus*-Kreuzungen handelt. Die Vererbung folgt hier nach Angabe der Verf. nicht den Mendelschen Regeln, denen zufolge es gleichgültig sein müßte, ob der dominante Faktor durch den Vater oder durch die Mutter übertragen wird. Aufschluß über diese Frage könnte jedoch erst die F<sub>2</sub>-Generation geben. Auch ist zu beachten, daß es sich stets um einen larvalen Charakter handelt und daß nach Angabe der Autoren das Merkmal (Pigment, Epauletten) nie so deutlich ausgebildet ist, als wie in der Stammform.

Zweitens wird die Frage nach den Ursachen des abweichenden Bastardierungsausfalls im Jahre 1912 einerseits, 1909—1911 andererseits behandelt. Die Verf. sind der Ansicht, daß der Reifegrad der Geschlechtsprodukte, wie Vernon meint, keinen Einfluß auf die Vererbungsrichtung haben könne; denn die Befruchtungen hätten 1912 die gleichen Resultate gegeben, einerlei, ob sie am Anfang oder am Ende oder zur Zeit der Höhe der Geschlechts-

<sup>1)</sup> Quart Journ. of M. Sc. 1913, Vol. 58.

tätigkeit ausgeführt worden seien. Auch sei ferner ausgeschlossen, daß äußere Einflüsse im Moment der Befruchtung, wie Wasserwärme (Doncaster<sup>1)</sup>) oder veränderte Alkalität (Tennent<sup>2)</sup>) die Vererbungsrichtung bestimmten. Hingegen sei wahrscheinlich, daß die im Winter 1911—1912 stark von den vorhergehenden Jahren abweichende Wassertemperatur einen Einfluß auf die in den Gonaden sich entwickelnden Eier von *E. miliaris* gehabt habe. Es liege demnach eine ähnliche Bewirkung der Geschlechtsprodukte vor, wie bei Towers<sup>3)</sup> *Leptinotarsa*-Versuchen. — Eine andere mögliche Erklärung der Versuchsresultate von Shearer, de Morgan, Fuchs gibt O. Koehler<sup>4)</sup> in seiner in diesem Archiv veröffentlichten Arbeit über die „Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden“, auf die ich zum Schluß hier noch verweisen möchte.

Paula Hertwig.

**MacBride. Studies in heredity.** Proc. Roy. Soc. London 87. B. S. 240.

Ähnlich wie Shearer, de Morgan, Fuchs hat auch Mac Bride bei Seeigelkreuzungen in aufeinanderfolgenden Jahren voneinander abweichende Versuchsresultate erhalten. Als Versuchsstoffe dienten die im System zwei verschiedenen Ordnungen angehörigen Arten *Echinus esculentus* und *Echinocardium cordatum*. Im Versuchsjahr 1911 ergab *Echinocardium cord.* ♀ × *Ech. esc.* ♂ Bastarde, die eine Mischung väterlicher und mütterlicher Charaktere zeigten, jedoch gelang die Befruchtung nur bei  $1/1000$  der Eier und die Hybriden wurden nicht älter als wie acht Tage. Die reziproke Kreuzung gelang überhaupt nicht, denn die Eier bildeten zwar eine Befruchtungsmembran, verfielen dann aber insgesamt der Zytolyse. — Im Jahre 1912 wurden die Versuche von Fuchs<sup>5)</sup> wiederholt, mit abweichendem Resultat. Es gelang diesem aus der Kreuzung *Echinus esc.* ♀ × *Echinocardium cord.* ♂ Hybriden mit rein mütterlichen Merkmalen zu ziehen und aus der Kreuzung *Echinocardium cord.* ♀ × *Echinus esc.* ♂ zwei Arten von Bastarden, von denen die einen rein mütterlich waren, die andern wie die von Mac Bride im Jahre 1911 erhaltenen. — Zur Aufklärung dieser abweichenden Resultate von Fuchs unternahm Mac Bride 1913 neue Wiederholungen, die im wesentlichen die Angaben von Fuchs bestätigten. Auffallend war in diesem Jahr bei beiden Kreuzungen der äußerst geringe Prozentsatz der sich entwickelnden Eier. *Echinocardium cord.* ♀ × *Echinus esc.* ♂ gab Larven ähnlich denen von 1911, nur lebten sie bloß fünf Tage. Bei *Echinus esc.* ♀ × *Echinocardium* ♂ gelang es nur aus den Eiern eines einzigen Seeigels eine Anzahl Larven zu ziehen, die, gleich den von Fuchs 1912 erhaltenen Bastarden, nur mütterliche, d. h. also *Echinus*-Merkmale aufwiesen. Bei andern Versuchen entwickelten sich nur einige wenige Eier zu Blastulae, die im Innern mit absterbenden Mesenchymzellen gefüllt waren, günstigstenfalls fand eine pathologische Gastrulation statt und die fünf bis sechs Tage alten Hybriden bildeten zwei kurze rudimentäre postorale Arme. — Eine zytologische Untersuchung scheint mir erforderlich um festzustellen, ob es bei der Kreuzung *Echinus esc.* ♀ × *Echinocardium cord.* ♂ wirklich zu einer Kernverschmelzung kommt, oder ob es sich um „falsche Bastarde“, d. h. also parthenogenetische Larven handelt.

Paula Hertwig.

<sup>1)</sup> Phil. Trans. 1903 B, Vol. 196.

<sup>2)</sup> Arch. f. Entwickl. 1910, Vol. 29 und Journ. of Experim. Zool. 1910, Vol. 9.

<sup>3)</sup> Bio. Bull. 1910, Vol. 18.

<sup>4)</sup> Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgschl. 1916, Bd. 15.

<sup>5)</sup> Arch. f. Entwickl. 1912, Vol. 35.

**Shearer, C. and Lloyd, Dorothy J. On methods of producing artificial Parthenogenesis in *Echinus esculentus* and the rearing of parthenogenetic plutei through metamorphosis.** Journ. of micr. Anat. Vol. 58, 1913.

Die Verfasser benutzten die von Shearer, de Morgan, Fuchs ausgearbeitete Methode, Seeigel bis zur Metamorphose und darüber hinaus bis zur Geschlechtsreife zu ziehen, zu Versuchen über die Entwicklungsfähigkeit parthenogenetischer *Echinus*-Larven. Eier von *Echinus esculentus* wurden zur künstlichen Parthenogenese veranlaßt durch eine Kombinierung der Methoden von Loeb und Delage, mit Hilfe deren es gelang, bis zu 90% Blastulae, die sich größtenteils auch weiter entwickelten, zu erhalten. — Interessant ist der Vergleich dieser, wahrscheinlich haploiden, Larven mit normalen Zuchten. Während der ersten drei Wochen der Entwicklung sind sie kräftig und wachsen sogar rascher als wie solche von befruchteten Eiern. Dann bleiben die parthenogenetischen Plutei hinter den Kontrollen zurück, so daß sie bis zur Metamorphose 8—10 Wochen brauchen, gegenüber von 5—6 Wochen bei normalen Zuchten. Es gelingt nicht, einen einzigen metamorphosierten Seeigel zu züchten, alle Larven sterben während der Metamorphose ab, da sie nicht im stande sind, die letzten Pluteusreste abzuwerfen. — Ferner sind die parthenogenetischen von normalen Larven stets durch leicht veränderte Pigmentierung, durch Variationen der Armlänge und durch eine leichte Trübung des Protoplasma unterscheidbar. Besonders der letzte Punkt scheint mir von Bedeutung, da eine Trübung des Protoplasma häufig mit Entwicklungsfähigkeit verbunden ist.

Der Ansicht der Verf., daß es bei günstigen Zuchtbedingungen möglich sei, eine größere Anzahl haploid-parthenogenetischer Seeigel zu züchten, kann ich mich nicht anschließen. Ich glaube vielmehr, daß nicht die Versuchsbedingungen, sondern ihre halbkernige Natur das Absterben der Plutei während der Metamorphose bedingt, ebenso wie bei den Froschlarven in den Versuchen von Hertwig<sup>1)</sup>, die sich auch nicht länger als wie ca. 40 Tage züchten ließen. — Bei den sechs von J. Delage<sup>2)</sup> zur Metamorphose gebrachten parthenogenetischen *Strongylocentrotus lividus*-Plutei, auf die sich die Verf. berufen, liegen die Verhältnisse wohl anders. Nach den mikroskopischen Untersuchungen von Delage waren diese mit der normalen Chromosomenzahl ausgerüstet. Im Unterschied zu Shearers parthenogenetischen *Echinus*-Larven glichen diese diploiden Plutei auf allen Entwicklungsstadien durchaus den normalbefruchteten Kontrollen. Ein Vergleich der Resultate von Shearer-Lloyd und J. Delage scheint mir zu dem Schluß zu führen, daß halbkernige Seeigellarven lebensunfähig sind, insbesondere die Metamorphose, während der besondere Ansprüche an die Leistungsfähigkeit der Zellen gestellt werden, nicht überleben können.

Paula Hertwig.

**Scott, G. G. The evolutionary significance of the osmotic pressure of the blood.** American Naturalist. L. 1916, p. 641—663.

Die Zusammenstellung der in der Literatur vorhandenen Tatsachen über osmotischen Druck des Blutes in den verschiedensten Tierklassen führte zu auffallenden Ergebnissen, welche Verf. für evolutionistische Betrachtungen

<sup>1)</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77, Bd. 81, Bd. 82, Bd. 87.

<sup>2)</sup> Arch. de Zool. exp. et Gen. 3 serie, tome 9, 1901 und 4 serie, tome 2- und tome 7, 1908.

anzuwenden sucht. Am besten läßt sich die Bedeutung dieser Ergebnisse beleuchten mit Übernahme seiner zusammenfassenden Tabelle, worin die Gefrierpunktserniedrigungen des Blutes einer Anzahl Spezies aus den verschiedenen Gruppen mit denjenigen des umgebenden Wassers in Vergleich kommen (die Zahlen sind in Celsius gegeben):

12 Invertebraten . . . . .	Mediterranisch	2,28	(Wasser 2,29)
4 Invertebraten . . . . .	Ozeanisch	1,82	(Wasser 1,79)
3 Invertebraten . . . . .	Süßwasser	0,592	(Wasser 0,03)
1 Cyclostome . . . . .	Ozeanisch	1,966	(Wasser 1,924)
8 Elasmobranchen . . . . .	Mediterranisch	2,346	(Wasser 2,29)
6 Elasmobranchen . . . . .	Ozeanisch	1,902	(Wasser 1,85)
4 Teleosten . . . . .	Mediterranisch	1,054	(Wasser 2,29)
32 Teleosten . . . . .	Ozeanisch	0,744	(Wasser 1,82)
13 Teleosten . . . . .	Süßwasser	0,545	(Wasser 0,03)
4 Amphibien . . . . .	Süßwasser	0,551	
6 Reptilien . . . . .		0,56	
3 Aves . . . . .		0,67	
8 Mammalia . . . . .		0,577	

Das Blut der marinen Invertebraten, sowie der marinen Elasmobranchen zeigt sich also fast isotonisch mit dem umgebenden Meerewasser; dennoch unterscheiden sich diese beiden Gruppen durch eine, sei es auch geringe Erhöhung des osmotischen Druckes des Elasmobranchenblutes. Der osmotische Druck des Teleostenblutes aus marinen Gegenden ist aber besonders wenig erniedrigt und zeigt eine beträchtliche Differenz mit dem des Wassers. Die ganze Süßwassertierwelt stimmt im osmotischen Koeffizient so ziemlich überein, und soll also in eine gesonderte Gruppe zusammengenommen werden.

Diese Verhältnisse geben dem Verf. Grund zu eingehenden Betrachtungen über die Deszendenz sämtlicher Tiergruppen, sowie über die Beziehungen zwischen Umgebung und Blutzusammenstellung. Verf. nimmt an, daß der Ursprung des Lebens im Meere liegt, daß also bei den primitivsten Organismen die Blutkonzentration mit derjenigen des Meerewassers übereinstimmen solle. Zu diesen primitivsten Organismen gehören also Invertebraten sowie Elasmobranchen. Die von ihnen herzuleitenden Süßwasserformen (Fische, Amphibien) paßten sich der niedrigeren Konzentration des Süßwassers an: ihr Blut erlitt einen beträchtlichen Konzentrationsrückgang, vielleicht als direkte Reaktion auf die Umgebungsänderung. Die Süßwasseramphibien hatten also einen bestimmten niedrigeren osmotischen Druck des Blutes und dieser Druck wurde von ihren Deszendenten (landlebenden Amphibien, Reptilien, Vögeln, Säugetiere) beibehalten. Die Unterschiede dieser Gruppen unter sich sind von der regulierenden Wirkung der Niere herzuleiten, welche besonders daraus hervorgeht, daß in diesen Gruppen die in marinen Tieren so erheblichen Schwankungen des Blutgehaltes während verschiedener Lebensphasen fehlen.

Die Erniedrigung des osmotischen Druckes in marinen Teleosten ist schwer zu erklären; vielleicht spielt auch hier die Regulierung durch die Nieren eine Rolle, vielleicht auch stammen diese marinen Formen von Süßwasserformen ab, welche den geänderten Lebensverhältnissen teilweise angepaßt waren und später wieder die marine Lebensweise angenommen haben. Manche interessante stammesgeschichtliche Ausführung findet sich noch in der Arbeit.

M. J. Sirks, Wageningen.

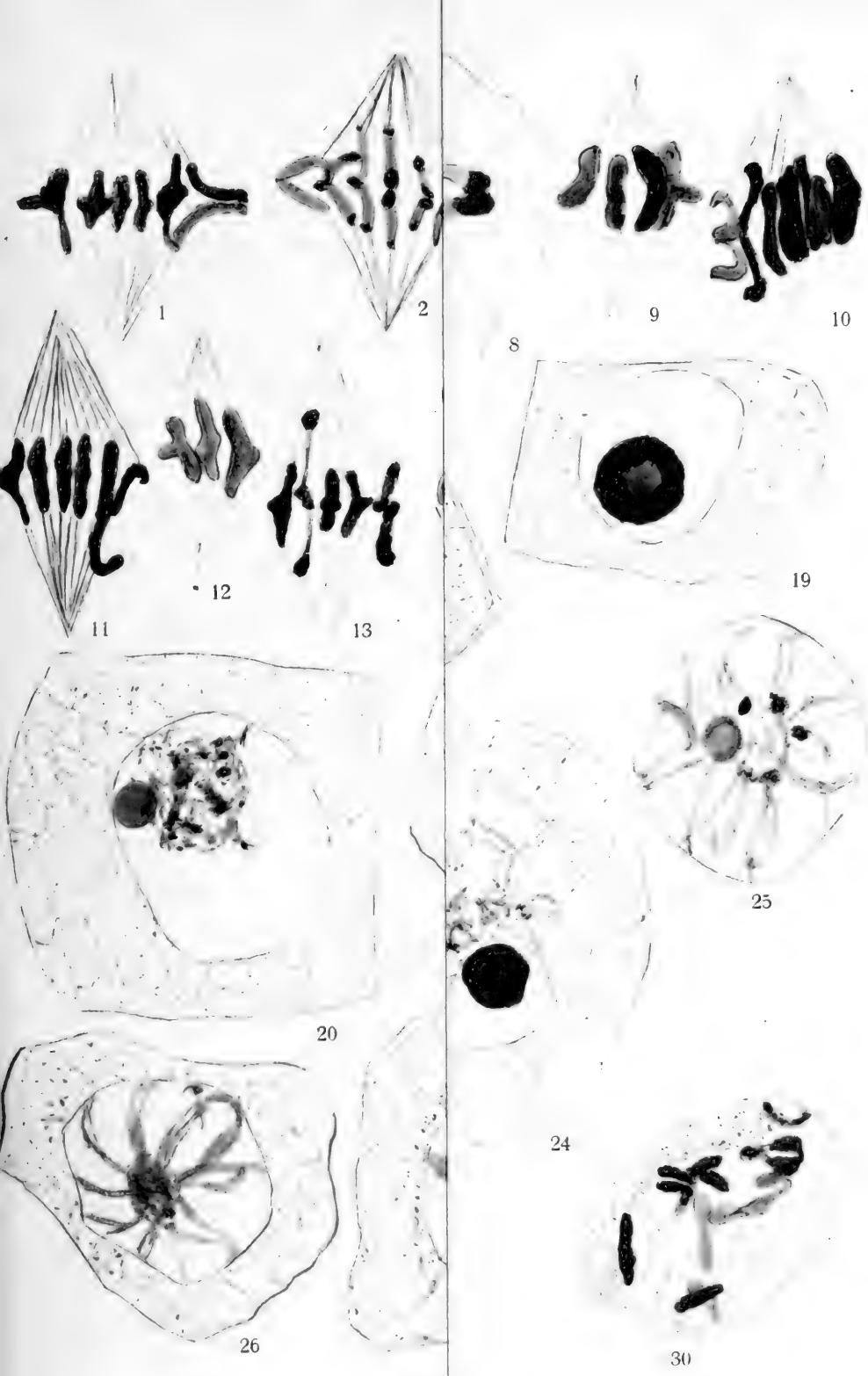
**Correns, C., 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses.** Sitzungsber. Kgl. Akad. Wissensch. 1917, S. 685—717.

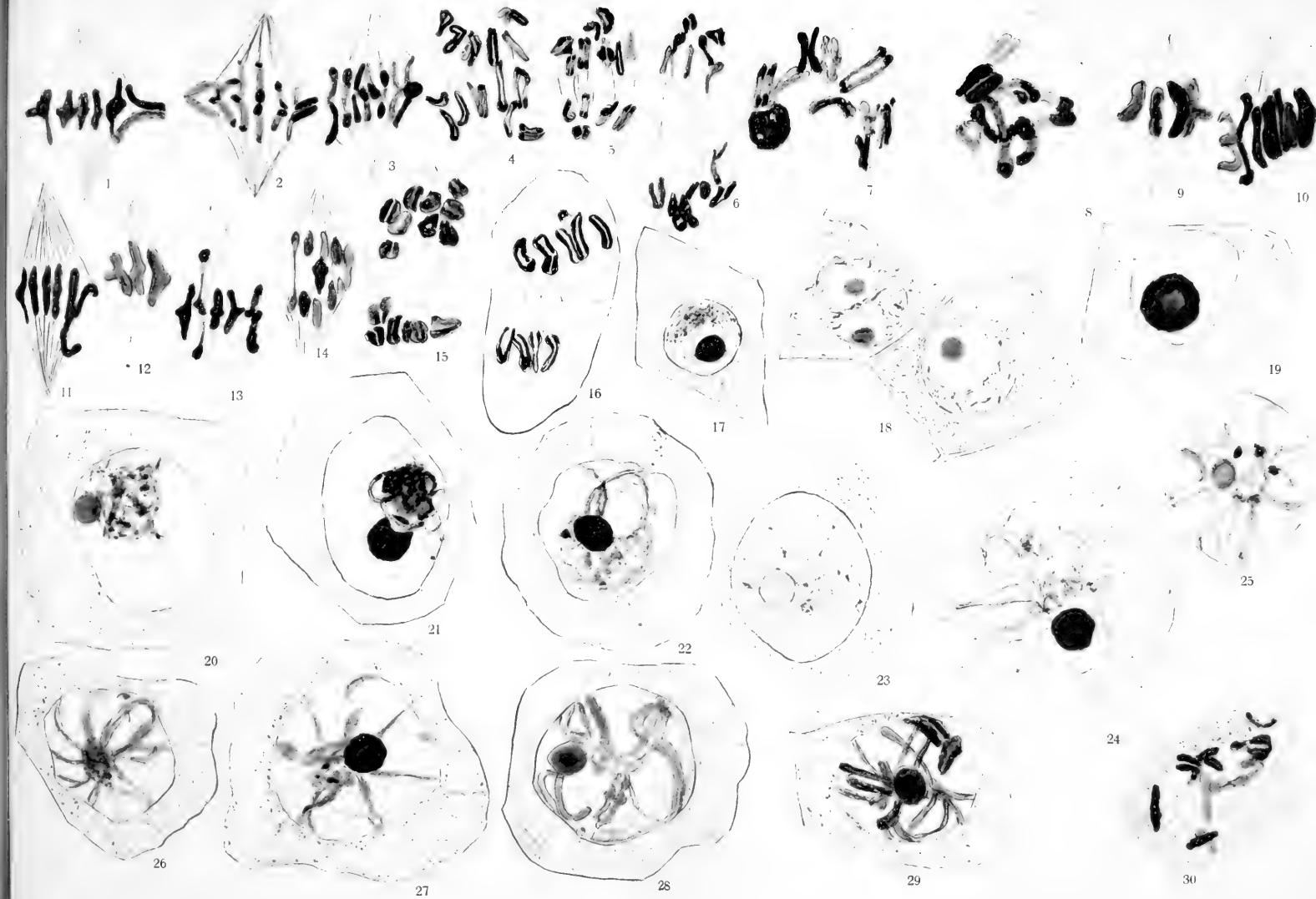
Es ist eine ganz allgemeine Erscheinung, daß das Zahlenverhältnis, in dem die Geschlechter bei getrenntgeschlechtlichen Organismen erzeugt werden, konstant von der Norm abweicht. Als Norm ist, sofern man sich, wie es jetzt wohl mit Sicherheit geschehen kann, auf den Standpunkt stellt, daß das Geschlecht wie andere Eigenschaften mendelt, das Verhältnis 1 : 1 anzusehen. Es ist aber auffallend, daß die Abweichungen viel regelmäßiger und viel häufiger sind, als die bei mendelnden Bastarden. Man hat nun vielfach nach den Ursachen dieser Abweichungen gesucht; experimentell hat man die Frage in der Weise zu lösen versucht, daß man durch Veränderung äußerer Bedingungen die Tendenz der Keimzellen, bezw. ihre Valenz (d. h. die Stärke der Tendenz) zu beeinflussen suchte.

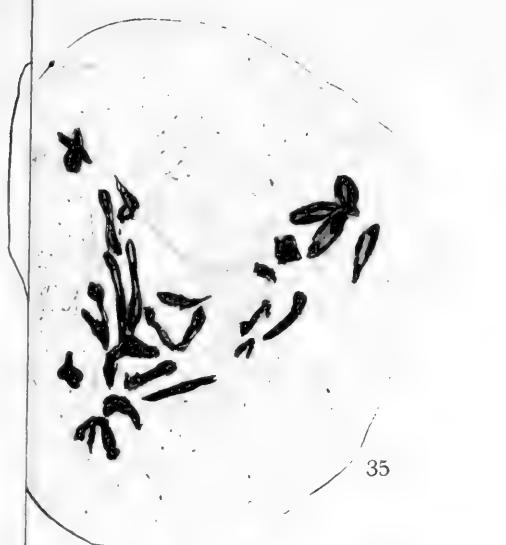
Der Verf. hat sich von einer Veränderung der Tendenz und Valenz unabhängig gemacht: ein geeignetes Material bot *Melandrium album* und *rubrum*, bei dem in der freien Natur ein starker Überschuß von Weibchen zu beobachten ist. *Melandrium* ist, wie durch Baur und Shull nachgewiesen ist, im männlichen Geschlecht heterogametisch, im weiblichen — wie auch von Correns durch Kreuzungen mit dem Zwitter *Silene viscosa* bestätigt — homogametisch. Offenbar sind also im Konkurrenzkampf der zwei Arten von Pollenkörnern die Weibchenbestimmer im Vorteil. Es ist anzunehmen, daß es sich um ein schnelleres Keimen und Wachstum der Pollenschläuche handelt, was noch weiter untersucht werden soll.

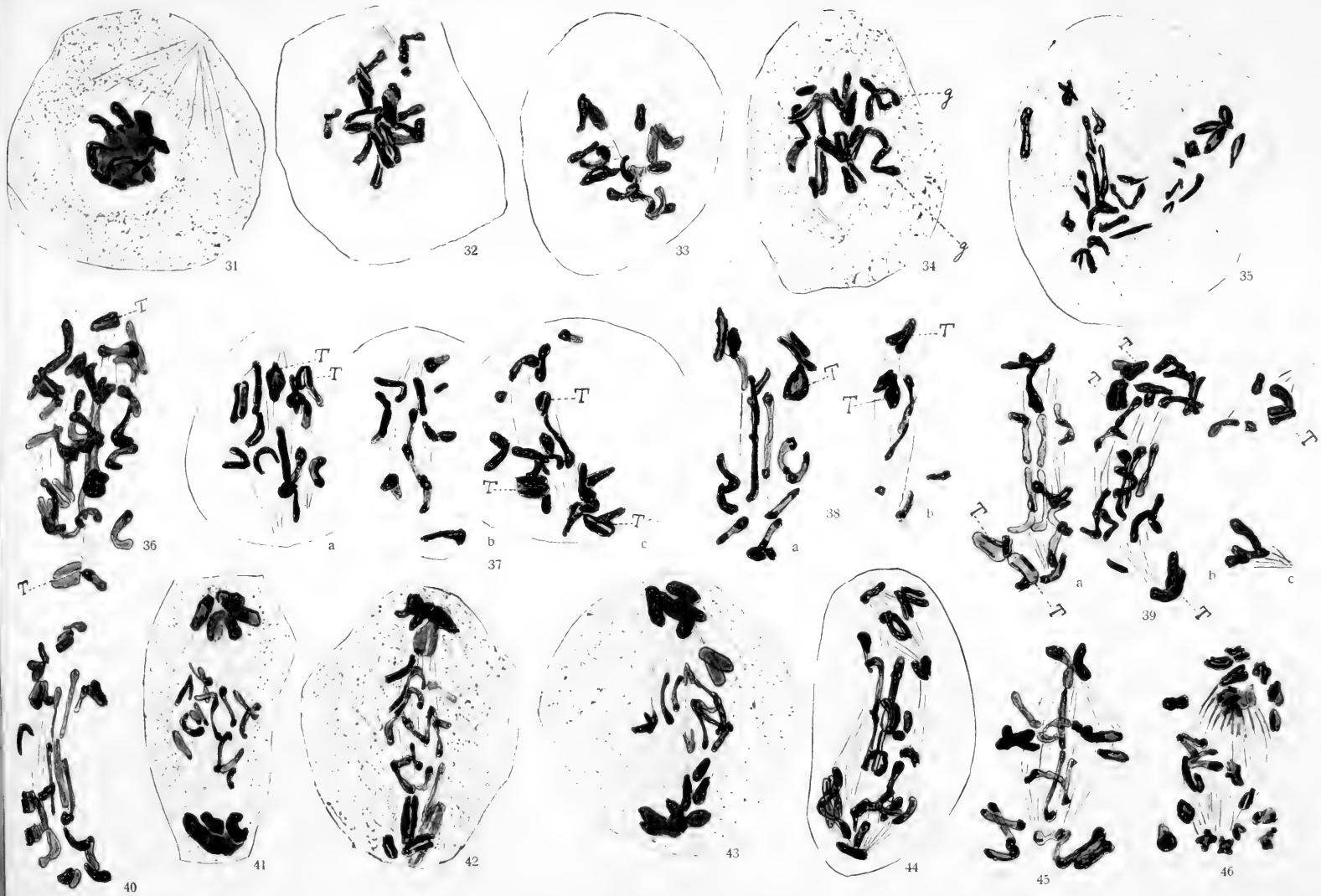
Es ist nun dem Verf. gelungen, diesen Vorteil der Weibchenbestimmer noch erheblich zu steigern. Dies ließ sich durch Darbietungen einer möglichst großen Menge von Pollen erreichen. Verwendet wurden 20—30 Antheren, die etwa 50 000 Pollenkörper enthalten. Bei einer derartigen Steigerung der Konkurrenz haben die Männchenbestimmer noch weniger Aussicht, zur Befruchtung zu kommen. So wird das Resultat verständlich, daß der Prozentsatz von Männchen, der in der freien Natur und bei Verwendung von möglichst wenig Pollen im Versuch im Durchschnitt 43% betrug, sank bei Verwendung von viel Pollen auf rund 30%, — oder: es kommen auf 100 Weibchen bei viel Pollen 42,57 Männchen, bei wenig Pollen 75,28 Männchen. Senkt man die Zahl der Pollenkörper bis zur oder unter die Zahl der Samenanlagen (ein Fruchtknoten enthält etwa 300—500 Samenanlagen; verwendet wurde eine  $\frac{1}{5}$  Anthere = 400 Körper oder weniger), so müßten theoretisch gleichviel Männchen und Weibchen entstehen: daß der Überschuß an Weibchen praktisch nie umgangen wird, weist darauf hin, daß noch andere Ursachen, als nur ein schnelleres Wachstum das Zahlenverhältnis bestimmen. Diesen ist noch weiter nachzuforschen.

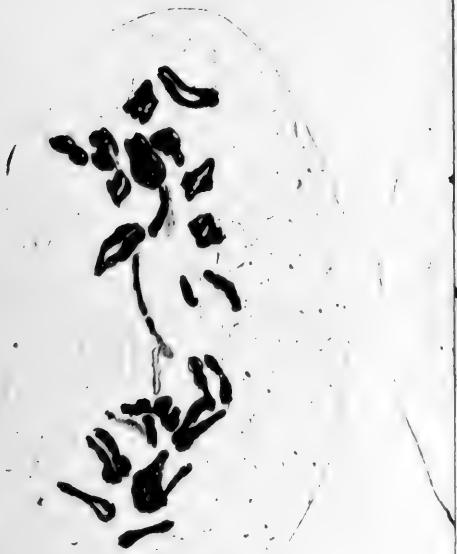
Der Verf. betont zum Schluß, daß es sich hier um einen Spezialfall handelt, der aufgeklärt ist, und diskutiert die sonst noch beobachteten Abweichungen vom „mathematischen Geschlechtsverhältnis“ bei Pflanzen und Tieren. Von einer willkürlichen Beherrschung desselben, von einer Geschlechtsbestimmung sind wir noch weit entfernt. E. Schiemann.











47



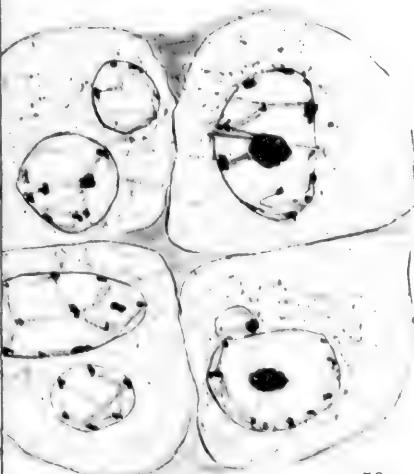
51



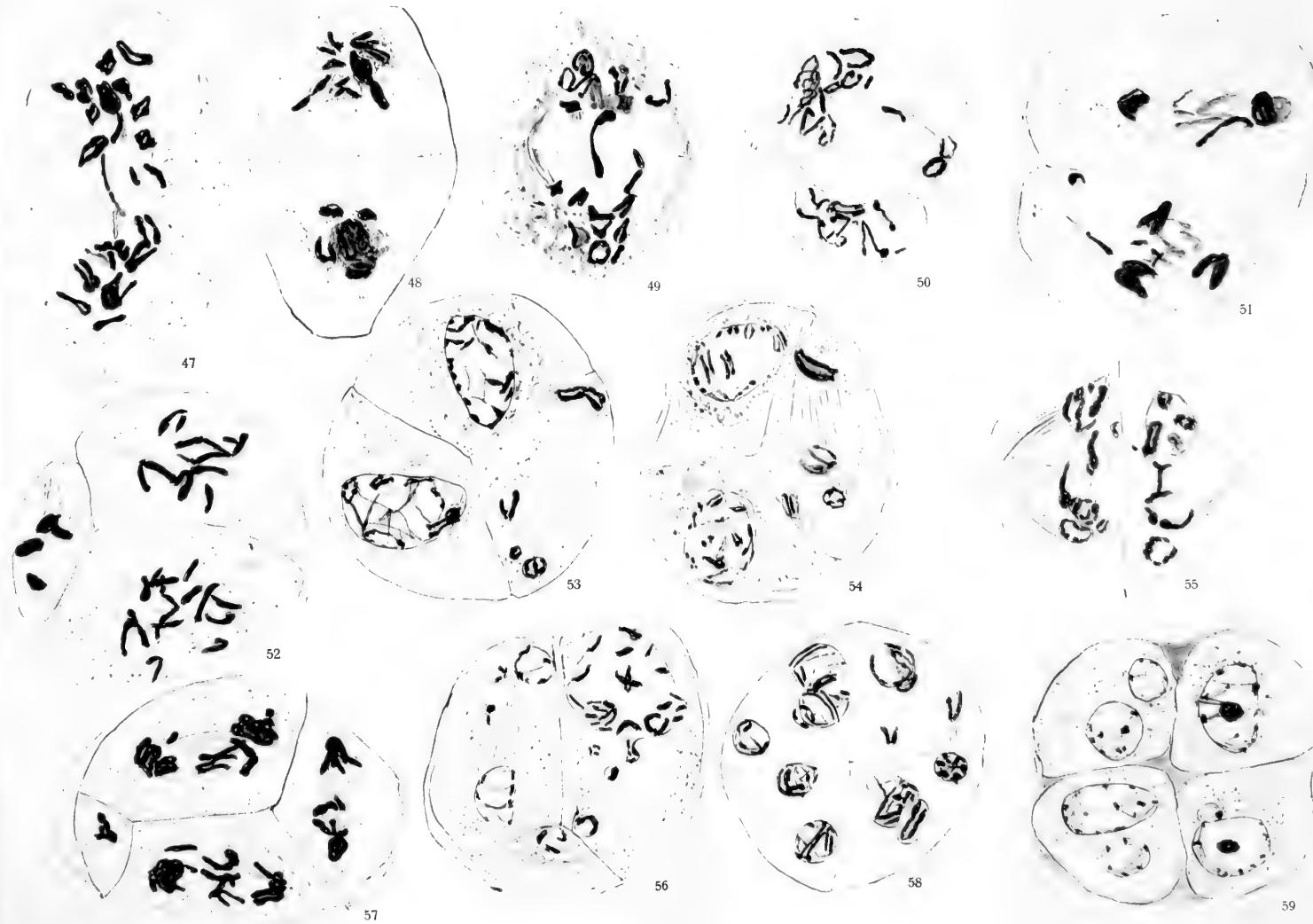
52



55

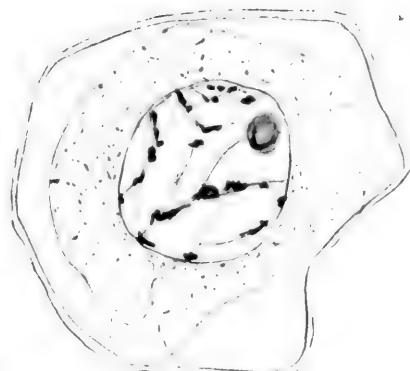


59





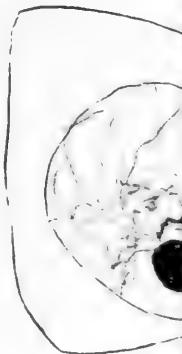
60



64



65



70



71

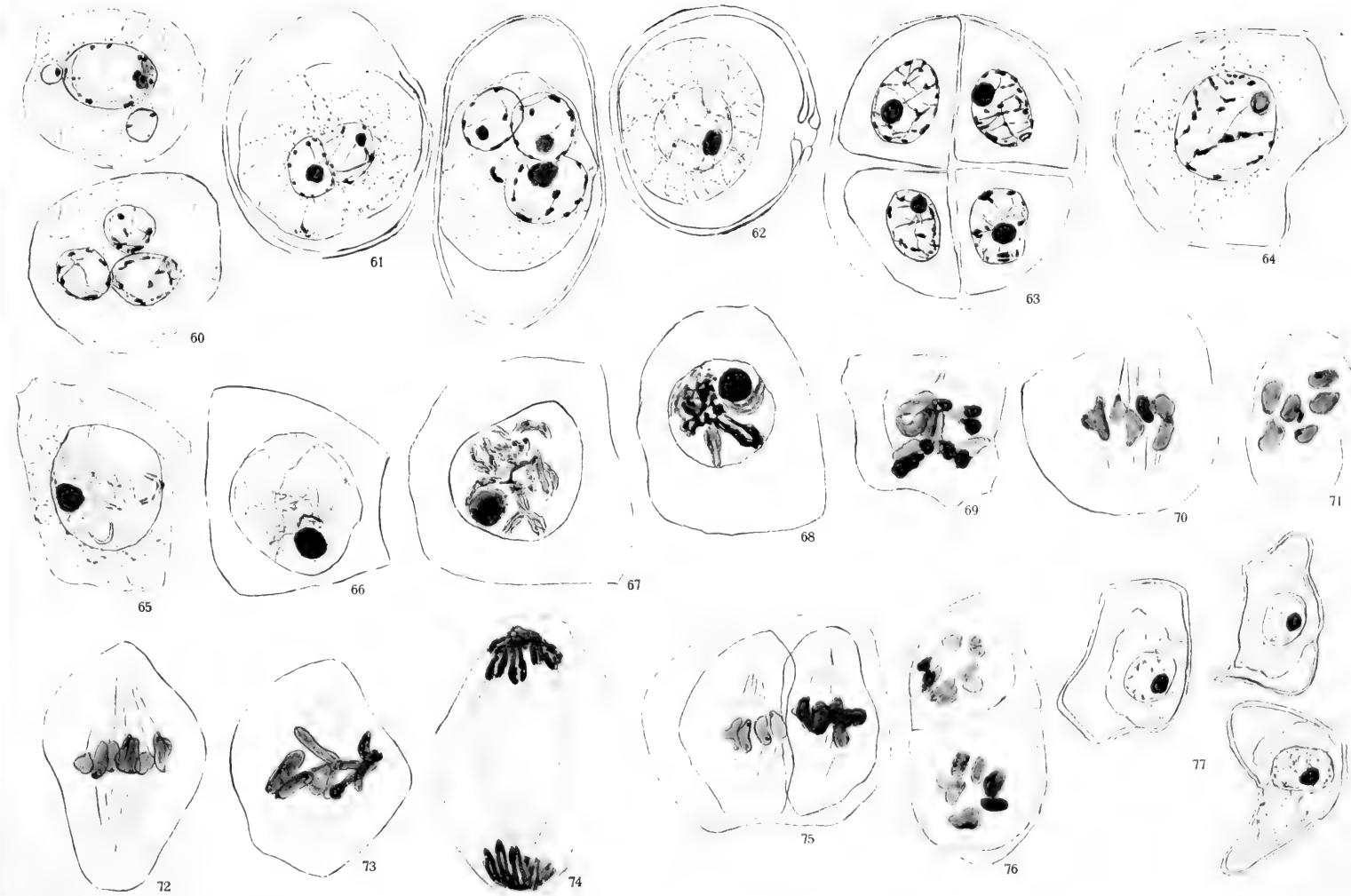


72



77





# Wandtafeln zur Vererbungslehre

herausgegeben von

Prof. Dr. E. Baur (Berlin) und Prof. Dr. R. Goldschmidt (Berlin).



Diese Tafeln sind in Farbendruck ausgeführt und haben ein Format von 120 : 150 cm. Den Tafeln wird eine Erklärung in deutsch und englisch beigegeben.

Die „Wandtafeln zur Vererbungslehre“ gelangen in zwei Serien von je sechs Tafeln zur Ausgabe: eine zoologische und eine botanische Serie umfassend.

Die Tafeln werden einzeln abgegeben zum Preise von 24 Mark für die zoologische Wandtafel und 20 Mark für die botanische Tafel.

Es liegen vor:

Zoologische Serie Tafel 1,  
Botanische Serie Tafel 8 und 10.

Preis der Erklärung . . . . . . . . . . 1 Mark 50 Pfg

Weitere Tafeln erscheinen nach Friedensschluß.

Ausführliche Prospekte inbetreff dieser Wandtafeln mit verkleinerter Wiedergabe der einzelnen Tafeln stehen kostenlos zur Verfügung.

---

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

**Inhaltsverzeichnis von Bd. XX Heft 3**

**Abhandlungen**

	Seite
Bally, Walter, Die Godronschen Bastarde zwischen Aegilops- und Triticumarten. Vererbung und Zytologie. (Mit 4 Tafeln) . . . . .	177—240
Wilckens, Otto, Stammgarben . . . . .	241—261

**Kleinere Mitteilungen**

Wriedt, Chr., Über die Vererbung von Ohrenlänge beim Schafe. (Vorläufige Mitteilung) . . . . .	262—263
---	---------

**Referate**

Adler, Leo, Metamorphosestudien an Batrachierlarven. I. Extir- pation endokriner Drüsen (Haecker) . . . . .	264
Adler, Leo, Metamorphosestudien an Batrachierlarven. II. Der Ein- fluß überreifer Eier (Haecker) . . . . .	264
Adler, Leo, Untersuchungen über die Entstehung der Amphibien- neotenie (Haecker) . . . . .	264
Correns, C., 1917, Ein Fall experimenteller Verschiebung des Ge- schlechtsverhältnisses Schiemann . . . . .	272
Mac Bride, Studies in heredity Hertwig . . . . .	269
Scott, G. G., The evolutionary significance of the osmotic pressure of the blood (Sirsks) . . . . .	270
Shearer, C., de Morgan, W. and Fuchs, H. M., On the experi- mental hybridization of Echinoids Hertwig . . . . .	267
Shearer, C. and Lloyd, Dorothy J., On methods of producing artificial Parthenogenesis in <i>Echinus esculentus</i> and the rearing of parthenogenetic plutei through metamorphosis Hertwig	270

---

**Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35**

---

*Zur Zeit ist vergriffen.*

**Einführung in die experimentelle Vererbungslehre**

von Professor Dr. phil. et med. Erwin Baur. Zweite, vermehrte und  
verbesserte Auflage. Mit 131 Textfiguren und 10 farbigen Tafeln.

Die neue Auflage befindet sich im Druck und wird voraussichtlich im  
Herbst d. J. erscheinen.

---

**Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei**

BAND XX HEFT 4 (Schlußheft von Bd. XX)

APRIL 1919

ZEITSCHRIFT  
FÜR  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
UND  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEgeben VON

E. BAUR (POTSDAM), C. CORRENS (DAHLEM-BERLIN), V. HAECKER (HALLE),  
G. STEINMANN (BONN), R. v. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (POTSDAM)

LEIPZIG  
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1919

# **Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre**

---

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden. Der Preis des im Erscheinen begriffenen Bandes beträgt 28 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Potsdam, Sedanstraße 7**  
zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,  
Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch absehbare Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Herausgeber im Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und kleinere Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfasst sein. Referate wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abz. geschenkt; ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „kleinen Mitteilungen“ gelingen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freidrucke zur Abfertigung. Bei Weitem weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Recksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare müssen gebundene Anzahl der Separata wird mit 30 Pf. für jeden Druckbogen rechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 7 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Pigmentierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abz. gelingt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

**Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 10 Mk. pro Band im Buchhandel bezogen werden.**

## Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen *Hipparrison* und *Equus*.

Von Dr. Otto Antonius, Wien.

(Eingegangen 6. Januar 1919.)

Während man in den Kinderjahren der paläontologischen Forschung die Gattung *Hippotherium* = *Hipparrison* ohne weiteres als Ahnenform von *Equus* ansah — ohne sich über die Unterschiede zwischen beiden klar zu sein —, neigte man in späterer Zeit mehr dazu, einen unmittelbaren genetischen Zusammenhang zu bestreiten, hauptsächlich wohl unter dem Eindruck der Entdeckung von amerikanischen Equiden, die, auf gleicher allgemeiner Entwicklungshöhe wie *Hipparrison* stehend, ihrem Gebisse nach sich eher als Zwischenformen zwischen *Equus* und den miozänen Pferden zu erweisen schienen als dieses, das man mit M. Weithofer (1) und Marie Pavlow (2) nunmehr gewöhnlich als erloschenen Seitenzweig der Equiden betrachtete, der in mancher Beziehung höher spezialisiert gewesen sei als *Equus* selbst. Gleichwohl fehlte es nicht an Stimmen, die auch weiterhin an *Hipparrison* als Ahnen, wenigstens der altweltlichen *Equus*-Arten, festhielten: M. Schlosser (3) machte zuerst auf die Tatsache aufmerksam, daß der *Hipparrison*-Zahn ontogenetisch mitunter „gewissermaßen zum *Equus*-Zahn“ wird und O. Abel (4) teilte die bisherige Gattung *Equus* geradezu in eine altweltliche, von *Hipparrison* abstammende, für die der Name *Equus* beibehalten wurde, und eine auf *Pliohippus* zurückgehende amerikanische, für die er den Namen *Neohippus* vorschlug.

In den folgenden Ausführungen soll nun der Frage näher getreten werden, inwiefern *Hipparrison* oder *Equus* höher spezialisiert sind und ob die vorhandenen Unterschiede dazu nötigen, *Hipparrison* aus der Ahnenreihe von *Equus* zu streichen.

## I. Unterschiede zwischen *Hipparion* und *Equus*.

Diese betreffen einerseits das Skelett, andererseits das Gebiß. Von ersteren entfallen für unseren Zweck von vornherein alle, die sich aus der niedrigeren Entwicklungsstufe ohne weiteres erklären lassen, wie vor allem die Dreizehigkeit der Extremitäten bei *Hipparion*. Dieser Unterschied ist übrigens umso bedeutungsloser, als die funktionelle Einhäufigkeit auch bei *Hipparion* schon erreicht war und mit ihr alle Umformungen in Carpus und Tarsus, die für die jüngeren Equiden so charakteristisch sind. Es bleibt also ein einziger osteologischer Unterschied, der wenigstens für die meisten *Hipparion*-Arten gegenüber *Equus* gilt: das Vorhandensein einer tiefen, oft geradezu scharfkantigen Grube an der Seite des Schädels vor den Orbiten, an der Stelle, wo bei den rezenten Pferden der Heber der Oberlippe ansetzt. Diese Grube, deren Bedeutung weiter unten erörtert wird, tritt auf bei den Hipparionen von Pikermi, ist sehr stark entwickelt bei *Hipparion proboscideum* von Samos, schwächer bei einer anderen, und fast gar nicht vorhanden bei einer dritten Art von ebendort, ist verschieden stark ausgebildet bei den nordamerikanischen *Neohipparion*-Formen, meist stark entwickelt bei den bisher bekannt gewordenen *Protohippus*- und *Pliohippus*-Arten und schließlich in besonders markanter Ausbildung bei den südamerikanischen Hippidien. Bei den rezenten Pferden fehlt sie, wenn ich nach meinen an ca. 400 Schädeln der verschiedensten Arten und Rassen angestellten Untersuchungen schließen darf, in ungefähr der Hälfte aller Fälle völlig, kann aber bei allen rezenten Formen gelegentlich auftreten und sehr verschieden stark entwickelt sein — von einer kaum merkbaren seichten Einsenkung bis zu einer am Hinterrande scharfkantig begrenzten zentimeterstiefen Grube fand ich alle Übergänge. Kann also diese Wangengrube, da sie auch bei *Equus* häufig auftritt, nicht als durchgreifender Unterschied zwischen *Hipparion* und *Equus* angesehen werden, so scheint dagegen die Verschiedenheit im Gebisse umso auffallender und wichtiger. Es ist nicht so sehr die verschiedenstarke Ausbildung der sekundären Schmelzfältelung, die einen durchgreifenden Unterschied zu bilden scheint, sondern vielmehr das Verhalten des „vorderen Innenpfeilers“, der dem Protocon des primitiven Höckerzahnes entspricht. Während nämlich dieser Innenpfeiler beim vollentwickelten *Equus*-Molaren und Prämolaren durch eine Emailbrücke mit dem Protoconulus verbunden ist, wie bei *Pliohippus*-, *Protohippus*- und vielen *Merychippus*-Zähnen, soll er beim normalen *Hipparion*-Zahn

von diesem in der Regel vollständig getrennt sein. Darin soll eine höhere Spezialisierung des *Hipparrison*-Zahnes zu erblicken sein. Tatsächlich ist der Innenpfeiler bei allen normalen Zähnen der Hipparrisonen von Pikermi, Eppelsheim, Inzersdorf, Baltavár, Mt. Léberon usw. getrennt, ebenso bei jenen des mittelpliozaenen *Hipparrison crassum* von Roussillon. Dagegen steht er bei *Hipparrison*-Zähnen von Samos, namentlich solchen der kleinen Art, ferner bei Zähnen von Maragha und China häufig in Verbindung mit dem Protoconulus, und zwar keineswegs nur bei sehr stark abgekauten, bei welchen ein solches Verhalten Regel ist, sondern auch bei jüngeren, die von in der Vollkraft stehenden Individuen stammen müssen. Andererseits findet man mitunter bei jungen Pferdezähnen, namentlich solchen von Zebras, einen isolierten Innenpfeiler, der allerdings, sobald der Zahn in voller Usur steht, regelmäßig mit dem Protoconulus verschmilzt. — Zusammenfassend läßt sich also über das Verhalten des Innenpfeilers bei beiden Equidentypen sagen, daß dieser bei *Hipparrison* wie bei *Equus* im ersten Entwicklungsstadium vom Zahnkörper getrennt ist, bei den meisten *Hipparrison*-Arten auch bis in ein höheres Alter getrennt bleibt, während er bei *Equus* schon bei Beginn der Abkauung mit jenem verschmilzt. *Protohippus*, *Pliohippus* und die Hippidien verhalten sich wie *Equus*, ja bei ihnen scheint die Verschmelzung noch in einem früheren Alter einzutreten wie bei letzterem. *Merychippus* scheint sich im allgemeinen wie das noch näher zu besprechende *Hipparrison minus* von Samos zu verhalten, bei dem die Verschmelzung im Stadium der Voll-Usur einzutreten pflegt, aber nicht an allen Zähnen gleichzeitig.

## II. Vorkommen, Gebißform und Nahrungsaufnahme von *Equus*.

Gewöhnlich bezeichnet man die echten Pferde (*Equinae* und *Protohippinae*) ohne weiteres als „grasende Steppenformen“ im Gegensatz zu den laubfressenden, waldbewohnenden älteren Verwandten (*Anchitheriinae*). Im allgemeinen ist diese Ansicht auch richtig und gilt für die rezenten Pferde sowohl wie für die quartären und jungtertiären *Equus*-Arten. Aber Pferde bewohnen oder bewohnten die Steppe in allen ihren Erscheinungsformen, vom dichtbewachsenen Busch bis zur fast vegetationslosen Wüstensteppe und von der üppigen Waldweide bis zur

baumlosen Tundra und Hochgebirgshalde. Von den rezenten Arten bewohnen die pferdeartigen Zebras (*Equus quagga* Gm. und seine zahlreichen geographischen Rassen) die afrikanische Steppe von der offenen „Nyika“ bis zum ziemlich dichten Pori, finden sich auch häufig in gebirrigeren Gegenden. Solche bevorzugt das Bergzebra des Kaplandes (*Equus zebra* L.), steigt aber gelegentlich, wenigstens in der nördlichsten Lokalrasse (*E. z. hartmannae* Mtsch.), auch in die wüstenhafte Namib herab. Ähnliche Gebiete bewohnen die afrikanischen Wildesel im Nordosten des Erdteils. Noch mehr Wüstenbewohner scheinen die asiatischen Halbesel zu sein, besonders die Lokalformen aus Südwestasien (*E. onager* Pall., *indicus* Scl. und *hemippus* Geoffr.), während die tibetanische Rasse (*E. Kiang* Moorcr.) eine ausgesprochene Hochgebirgsform ist. Der abweichendste unter den rezenten Equiden, gleichzeitig dem ganzen Habitus nach der primitivste, *Equus grévyi* Oust., ist der ausgesprochenste Buschbewohner und scheint die eigentliche Grassteppe geradezu zu meiden, bewohnt vielmehr buschbewachsene Berghalde wie auch üppiger bestandene, tiefer gelegene Gebiete, z. B. in der sumpfigen Umgebung des Guaso Nyiro in Nordostafrika.

Das einzige lebende echte Pferd (*Equus ferus* Pall. = *E. przewalskyi* Polj.) schließlich ist ein ausgesprochener Steppenbewohner, in dessen engerer Heimat Wälder so gut wie völlig fehlen. Es bevorzugt wüstenhafte Striche — vielleicht nur der Not gehorchend, da eben die besseren Weidegebiete von seinen unter dem Schutze des Menschen stehenden gezähmten Abkömmlingen besetzt werden.

Zur Beurteilung von Vorkommen und Lebensweise fossiler Pferde sind wir auf die Analyse der jeweiligen Begleitfauna angewiesen. Entsprechend der weiteren Verbreitung der Gattung *Equus* (einschließlich *Neohippus*) im Quartär, finden wir sie zu dieser Zeit auch in noch mannigfaltigerer Umgebung, obwohl natürlich auch für die fossilen Arten die Steppe im weitesten Sinne immer die Heimat blieb. Formen, die sich unmittelbar an heute lebende anschließen, werden sicher auch die gleiche Lebensweise geführt haben, so können wir die im ausgehenden Quartär (Jungpaläolithikum) vorkommenden echten Pferde vom Typus des *Equus ferus* sicher als Steppenformen im engsten Sinne bezeichnen, die nur dadurch von ihrem rezenten Verwandten sich unterschieden haben mögen, daß sie noch nicht wie dieser durch die Konkurrenz des Hauspferds in die dürrsten Steppenteile zurückgedrängt waren. Letztere wurden dagegen schon im Quartär von Halbeseln bewohnt, vielleicht auch von echten Pferden, die dem noch im vorigen Jahrhundert in Süd-

rußland vorgekommenen Tarpantypus angehört haben. Eine andere Formengruppe von echten Pferden tritt im Quartär Europas als Vertreter der sogenannten „Waldweidefauna“ auf. Es sind durchwegs größere Arten, z. T. sehr große, von den ausgesprochenen Steppenformen auch durch das Gebiß verschieden. Denn während bei letzteren die Schmelzfältelung stets einfach ist, erreicht sie bei den Pferden der Waldweidefaunen regelmäßig eine viel höhere Ausbildung. Der Hauptvertreter dieser Pferdegruppe ist das Mosbacher Pferd (*E. mosbachensis* v. Reich.), aber auch die großen Pferde von Süßenborn und Taubach (*E. süßenbornensis* Wüst, *E. taubachensis* Frdbg.) gehören hierher und das von mir beschriebene Pferd von Heiligenstadt (*E. abeli*) ist nur ein bei Verschlechterung der Lebensbedingungen an das Tundraleben angepaßter Angehöriger des gleichen Formenkreises, der übrigens bezeichnenderweise auch in der Tundra die offenbar besser bewachsenen Striche am Flußufer bewohnte, die durch das gleichzeitige Vorkommen des Bibers charakterisiert sind. Pferde des gleichen Typus lebten in Westeuropa zusammen mit *Bison priscus*, Edelhirsch und Wildschwein, wie die Abbildungen des jungpaläolithischen Jägers in Südfrankreich und Nordspanien beweisen, die zwar weit überwiegend ein Steppenpferd vom Typus des *Equus ferus*, daneben aber auch ein viel schwereres Pferd vom Typus unserer Kaltblüter und schließlich vereinzelt auch ein edleres Pferd vom Tarpantypus zeigen. Man kann daher die quartären Pferde Europas nach ihrer Lebensweise ohne weiteres in drei große Gruppen teilen:

1. Pferde der Wüstensteppe: Schmelzfältelung sehr einfach, Körperbau hochbeinig und flüchtig. Hierher gehören die Halbesel (*E. hemionus* Pall. und sein Formenkreis) und die echten Pferde vom Tarpantypus (*E. gymelini* Ant., *E. agilis* Ewart, ferner der Schädel von der Schussenquelle und das Vorbild des jungpaläolithischen Künstlers von Mas d'Azil).
2. Steppenpferde: Schmelzfältelung mittelstark entwickelt, Körperbau bedeutend schwerer. Zu dieser Gruppe gehören vor allem die rezenten mongolischen Wildpferde (*E. ferus* Pall.), die von ihnen kaum zu trennenden jungpaläolithischen Pferde Frankreichs zum größten Teil (z. B. das Solutré-Pferd, das Pferd von Mentone u. a.), während das deutsche Quartärpferd *E. germanicus* Nehr. schon einen Übergang zur dritten Gruppe bildet.
3. Waldweidepferde: Schmelzfältelung sehr stark, Körperbau noch schwerer, vom Typus unserer primitiveren Kaltblutschläge.

Hierher gehören die älteren Interglazialpferde *E. mosbachensis* v. Reich. usw., ferner *E. abeli* Ant., schließlich die ein schweres Pferd darstellenden Zeichnungen des Jungpaläolithikers, die beweisen, daß der Typus noch am Ausgange des Quartärs in Europa vertreten war.

Festzuhalten ist aber bei der Bewertung dieser biologischen Verschiedenheiten, daß der Lebensraum der verschiedenen Pferdetypen nicht scharf getrennt war, mithin auch die Faunengesellschaft großen Schwankungen unterliegt. Die rezente Fauna gibt uns auch hiefür Beispiele. Wie der die dürrsten Steppenteile bewohnende Halbesel im gleichen Gebiet lebt mit dem echten *Equus ferus*, das der Wüstensteppe nur sozusagen gezwungen angehört, so kommt das buschbewohnende Grévyzebra gelegentlich in der gleichen Gegend mit der nördlichsten Quaggaförm (*E. granti* de Winton) also ursprünglich einem Graslandtypus, vor, während das Bergzebra überall innerhalb des Verbreitungsgebiets der südlichen Quaggarassen auftritt (*E. quagga* Gm., *burchelli* Gray, *antiquorum* H. Sm.). Reste beider Typen könnten sehr gut in den gleichen Schichten, etwa an Wasserplätzen, zur Fossilisation kommen und wären, da die osteologischen Verschiedenheiten (wenigstens im letzterwähnten Falle) außerordentlich gering sind, kaum auseinanderzuhalten, so scharf sich die Tiere im Leben voneinander unterscheiden. — Wir dürfen bei diesem gerade in Afrika sehr starken Verschwimmen der Verbreitungsräume der verschiedenen Equidenformen von vornherein keine nennenswerten Verschiedenheiten im Gebiß erwarten. Es ist aber doch nicht zu erkennen, daß auch hier die buschwaldbewohnende Form *E. grévyi* Oust. das komplizierteste Gebiß aufweist, die echten Esel als Bewohner der Wüstensteppe die einfachste Schmelzfältelung zeigen, während die Pferdezebras (*E. quagga* und sein Formenkreis) bei größerer individueller Variation ungefähr in der Mitte stehen.

Für die fossilen Pferde Südasiens scheinen ähnliche Verhältnisse zu gelten: auch hier dürfen wir annehmen, daß Formen wie *E. sivalensis* Falc. und *E. namadicus* Falc., mit mehr komplizierter Schmelzfältelung der gerade in Indien heute noch vorhandenen Busch- bzw. Waldweidefauna angehört haben, also gleichen Gebieten, wie sie heute die Nilgauantilope bewohnt, während für die ebenfalls nachgewiesenen echten Esel und Halbesel wohl ähnliche Lebensräume anzunehmen sind, wie sie ihre rezenten Verwandten bewohnen, als Begleitform käme vor allem die indische Gazelle in Betracht. — Für die Beurteilung der Verhältnisse im quartären Nord- und Mittelasien fehlt es leider noch

an Material. Es ist aber anzunehmen, daß sie den europäischen recht ähnlich waren.

Günstiger liegen die Verhältnisse in Nordamerika, von wo eine ganze Reihe quartärer Pferde beschrieben sind und auch für die Analyse der Begleitfaunen meist genügend Anhaltspunkte gegeben sind. Soweit letzteres der Fall ist, seien die Formen angeführt<sup>1)</sup>: 1. *Equus (Neohippus) fraternus* Leidy, zuerst beschrieben vom Ashley-River, tritt dort mit dem Tapir vergesellschaftet auf, kann also nur als Waldweideform angesehen werden; Schmelzfältelung dementsprechend sehr stark. 2. *E. (Neohippus) complicatus* Leidy, überall in den westlichen und südwestlichen Staaten, in Begleitung einer Steppen- oder Waldweidefauna; Schmelzfältelung mittel bis sehr stark. 3. *E. (Neohippus) occidentalis* Leidy, von der Westküste; in der Faunengesellschaft wird u. a. ein Kamel genannt, ein sicherer Beweis für den Steppen- oder Bergsteppencharakter des Lebensraumes; Schmelzfältelung sehr einfach. 4. *E. pacificus* Leidy, am besten bekannt vom Silbersee, wo es neben dem vorigen auftritt; scheint ein Einwanderer aus Asien zu sein, der aber nicht die Steppe, sondern wie die nahestehenden altweltlichen Formen Waldweidegebiete bewohnte, wofür auch die sehr bedeutende Größe spricht. 5. *E. (Neohippus?) conversidens* Owen; eine Steppenform aus Mexiko; Fältelung mittelstark. 6. *E. (Neohippus?) tau* Owen: wie die vorige Art; Fältelung noch schwächer. 7. *E. (Neohippus?) semiplicatus* Cope, vom Rock Creek, Texas, eine Form mit geringer Schmelzfältelung und 8. *E. scotti* Gidley, von ebendort, eine solche mit bedeutend stärker entwickelter, dürften sich zueinander wie *E. occidentalis* zu *E. pacificus* oder *E. hemionus* zu *E. ferus* verhalten haben, d. h. sie werden bei gleichem Verbreitungsgebiet verschiedene Lebensräume bewohnt haben. 9. *E. (Neohippus) pectinatus* Cope; eine ausgesprochene Waldweideform von der Port Kennedy-Höhle; Steppenformen fehlen in der Begleitfauna vollständig. Dementsprechend die Schmelzfältelung reicher als bei irgend einem anderen Equinen und nur mit der gewisser *Hipparrison*-Arten, besonders *Hipparrison crassum* zu vergleichen. 10. *E. giganteus* Gidley; auch diese sehr unvollständig bekannte Riesenform dürfte wie *E. pacificus* ein Einwanderer aus Asien gewesen sein; Begleitfauna unbekannt; Schmelzfältelung stark; die sehr bedeutende Größe legt den Schluß auf günstige Futterverhältnisse nahe, wie solche immer zu einer Steigerung des Wachstums führen. Alle annähernd ebenso großen Pferde sind

<sup>1)</sup> Vergl. Gidley (5), Troxell (6), Hay (7).

Waldweideformen, daher ist eine solche Lebensweise auch für die in Rede stehende Art anzunehmen. 11. *E. calobatus* Troxell; von Rock Creek, Texas, ist eine nur nach Skelettresten beschriebene Art, die in der Schlankheit ihrer Extremitäten sich nur mit den asiatischen Halbeseln vergleichen läßt und wie diese offenbar ein flüchtiger Bewohner durrer Steppen gewesen ist. Wahrscheinlich ist diese Art identisch mit *E. semiplicatus* Cope, von welcher nur Schädelreste und Zähne beschrieben sind, die in ihrem einfachen Bau ebenfalls ein Leben in Wüstensteppen, vielleicht vergesellschaftet mit den in den gleichen Bildungen gefundenen Kamelen, wahrscheinlich machen. Auch für den Schädel von *E. semiplicatus* werden eselähnliche Eigenschaften angeführt. 12. *E. (Neohippus?) leidyi* Hay; Peace Creek: in der Begleitfauna fehlen ausgesprochene Steppenformen völlig; dementsprechend ist die Schmelzfältelung sehr stark. 13. *E. (Neohippus?) niobrarensis* Hay; Hay Springs, Nebr., aus dem Formenkreis von *E. complicatus*, aber mit einfacherer Schmelzfältelung; die Häufigkeit von Lößbildung im Staate Nebraska legt die Vermutung nahe, daß der Schädel einer Steppenform angehört habe; Begleitfauna unbekannt. 14. *E. (Neohippus) laurentius* Hay: eine „Art“, deren vom Auktor angenommenes hohes Alter nicht recht glaublich erscheinen will, wenn man nach dem ausgezeichneten Erhaltungszustand schließen darf. Die „Begleitfauna“ — einerseits *Smilodon* und ein fossiler Bison, andererseits der rezente Bison — beweist die Vermischung von Resten verschieden Alters. 15. *E. (Neohippus?) littoralis* Hay; Peace Creek, Florida; eine kleine Art, starke Schmelzfältelung, dementsprechend Waldweideform, wie *E. leidyi* von der gleichen Fundstätte. — Es ergibt sich also auch für die nordamerikanischen *Equus*-Arten (einschließlich *Neohippus*) die gleiche Dreiteilung wie für die rezenten afrikanischen und die quartären europäischen:

1. Pferde der Wüstensteppe mit einfacher Schmelzfältelung: *Equus semiplicatus* (= *calobatus?*), *E. conversidens*, *E. tau*, *E. occidentalis*.
2. Steppenpferde mit mittelstarker Fältelung: *E. niobrarensis*, *E. complicatus*, das je nach der Begleitfauna bald mehr, bald weniger starke Fältelung aufweist, *E. scotti*.
3. Waldweidepferde mit starker bis sehr starker Schmelzfältelung: *E. pacificus*, *E. giganteus*, *E. leidyi*, *E. littoralis*, *E. fraternus* und *E. pectinatus*.

Die Nahrungsaufnahme geschieht bei allen rezenten Equiden in annähernd gleicher Weise. Das Tier grast nicht wie eine Kuh mit

„breitem Maule“, sondern faßt das erwählte Grasbüschel und dergl. mit der seitlich wirkenden, fast wie eine Hand arbeitenden Oberlippe, reißt es durch einen Ruck derselben ab und schiebt es sodann ins Maul, gleichzeitig mit den Schneidezähnen zufassend. Nur bei festsitzenden Pflanzen reißt es, die Oberlippe weiter zurücklegend, mit den Schneidezähnen — ähnlich wie das Rind mit der den Inzisiven entsprechenden Kieferverhärtung. Erstere Art der Nahrungsaufnahme entspricht genau dem „Laub rupfen“, wie man es bei im Walde weidenden Pferden beobachten kann, nur wird der die Hauptarbeit leistende Muskel, der seitliche Oberlippenheber, beim Grasen etwas weniger in Anspruch genommen. Es ist ohne weiteres anzunehmen, daß auch die fossilen *Equus*-Arten in gleicher Weise die Nahrung zu sich genommen haben. Höchstens dürfte bei Formen, die mehr von Laub gelebt haben, die größere Inanspruchnahme der Oberlippenmuskulatur sich vielleicht in einer Verstärkung der Ansatzstellen zeigen.

### III. Vorkommen und Lebensweise von *Hipparium*.

Die altweltlichen Hippariumen treten in einer sehr charakteristischen, im einzelnen aber je nach den Fundplätzen weit voneinander abweichenden Tiergesellschaft auf. In Südeuropa und Südwestasien zeigt diese Fauna große Verwandtschaft mit der rezenten afrikanischen Steppenfauna. Ganz besonders gilt dies für Samos, wohl auch für Maragha, weniger für Pikermi, während die Fauna von Eppelsheim einen abweichenderen Charakter aufweist. Am besten und längsten bekannt ist die Fauna von Pikermi, die sich am ehesten mit der ostafrikanischen Buschsteppenfauna vergleichen läßt. Schweine und Nashörner sind die feuchtigkeitsbedürftigsten Mitglieder der Pikermifauna, ausgesprochenere Sumpfbewohner, wie z. B. Tapire, fehlen vollständig, andererseits aber auch Formen, die man als Bewohner von Wüsten und Wüstensteppen ansprechen könnte, wie z. B. der für Samos so charakteristische Strauß. Auch die meisten Antilopen von Pikermi zeigen weniger Anklänge an rezente Formen der offenen Wüsten- oder Grassteppe als an solche der Buschsteppe, *Palaeoceras* erinnert an die Elenantilope und bewohnte wohl ähnliche Gebiete, *Palaeoryx* erinnert am meisten an die ebenfalls die Buschsteppen vorziehenden *Hippotragus*-Arten, und auch die rezenten Verwandten der Pikermigazelle ziehen vielfach kupiertes Gelände dem offenen vor, so z. B. *Gazella bennetti*, *Gazella cuvieri* und andere.

Formen aus der Verwandtschaft von Gnu und Kuhantilope fehlen in Pikermi ebenfalls, während sie in Samos vertreten sind (*Criotherium*) — was ebenfalls dafür spricht, daß die Pikermifundstätte uns mehr Reste einer Busch- als solche einer Wüsten- und Graslandfauna erhalten hat, da gerade diese bubalinen Antilopen überall die offene Steppe dem stärker bebuschten „Pori“ vorziehen. Aus Formen, die wie *Tragoceros* in der heutigen Fauna keine unmittelbaren Verwandten haben, lassen sich Rückschlüsse nicht ziehen, ebensowenig aus den Giraffen und ihren Verwandten, die uns heute nur mehr durch „Relikte“ erhalten sind und im Tertiär offenbar viel mannigfältigeren Lebensbedingungen angepaßt waren. — Gegenüber der Buschsteppenfauna von Pikermi zeigt die gleichaltrige von Samos unverkennbar mehr Wüstensteppencharakter. Hervorgerufen wird dieser Eindruck vor allem durch das Vorkommen eines Straußes, ferner durch jenes bubaliner Antilopen, zu denen vielleicht auch noch ein primitives Schaf kommt — alles Formen, die in der Buschsteppe undenkbar sind. Als Graslandform möchte man das in Pikermi ebenfalls fehlende Erdferkel (*Oryctoperus*) ansprechen.

Der Pikermifauna ähnlich und doch wieder deutlich von ihr verschieden ist die gleichaltrige südwesteuropäische, wie sie in schöner Entwicklung vom Mt. Léberon vorliegt. Zwar sind die meisten Antilopenformen beider Fundplätze nicht voneinander zu trennen, aber das häufige Vorkommen mehrerer Hirsche in Frankreich ergibt ein trotzdem sehr verschiedenes Faunenbild. Der Steppencharakter der Fauna ist viel weniger ausgeprägt, Formen wie Strauß und Erdferkel fehlen vollständig. Gleichwohl wird man die Fauna wohl nicht als Waldweidefauna ansehen dürfen, wogegen vor allem die Häufigkeit von *Gazella* spricht, sondern eher annehmen müssen, daß in ihr die Reste zweier sehr verschiedenen Faunenelemente vorliegen, einer Steppenfauna (*Hipparrison*, *Gazella* und die meisten anderen Antilopen) und einer gleichaltrigen Waldfauna (Hirsche). An der Grenze des Waldlandes im heutigen Zentralindien könnte, abgesehen von dem ausgestorbenen *Hipparrison*, eine ähnliche Fauna noch heute zur Ablagerung kommen.

Sehr verschieden von der Säugetierfauna von Pikermi, Samos usw. ist dagegen die gleichaltrige mitteleuropäische, wie sie u. a. von Eppelshheim, Inzersdorf, Baltavár vorliegt. Hier fehlen die Antilopen fast vollständig, Straße und dergl. natürlich ebenfalls, dagegen sind Hirsche häufig und, was das Wichtigste ist, treten so ausgesprochene Bewohner feuchter Waldgebiete auf wie *Tapirus*. Hier hat man sich also *Hipparrison* geradezu als Waldbewohner vorzustellen, so wenig diese Vorstellung

auch mit den landläufigen Begriffen übereinstimmt, die man sich von dieser Form gewöhnlich macht. Die Lebensweise entsprach wohl jener der meisten Hirsche Indiens — wie diese wird *Hipparium* nicht das dichte Dschungel sondern Lichtungen und die in den heutigen indischen Wäldern so häufigen Grasflächen bewohnt haben, bezw. auf sie ausgetreten sein. — Sehr mannigfaltig scheinen die Lebensbedingungen in Süd- und Ostasien zur älteren Pliozänzeit gewesen zu sein. Neben ausgesprochenen Steppen- und sogar Wüstenländereien gab es auch weitläufige Waldgebiete und alle waren von sehr zahlreichen Hippariumen bevölkert, die im Waldlande noch neben echten Waldformen (*Anchitherium*) auftraten. — Buschsteppe oder Waldweide war sicher auch die Heimat des mittelpliozänen *Hipparium crassum* von Südfrankreich. In der Begleitfauna könnte nur eine *Gazella* als Gegenbeweis angeführt werden, aber die Gazellen sind so wenig beweiskräftig wie *Hipparium* selbst, wie oben erwähnt wurde. Zudem steht ihr neben zahlreichen Hirschen u. a. ein echter Tapir gegenüber — und eher kann man sich eine Gazelle als Waldbewohner wie einen Tapir als Steppenbewohner vorstellen! Die gleichaltrige Fauna von Roccanevra dagegen zeigt mehr Steppencharakter, nicht nur durch das Fehlen von Tapiren und Hirschen, sondern auch durch das häufigere Vorkommen von Antilopen.

Es ergibt sich nun die Frage, wie sich die verschiedenen *Hipparium*-Formen, die aus den einzelnen Faunengebieten beschrieben sind, verhalten, bezw. ob sich bei ihnen zwischen Zahncharakter und Habitus der Begleitfauna ähnliche Zusammenhänge ergeben, wie sie oben für die *Equus*-Arten nachgewiesen wurden. Die Pikermifauna im engsten Sinne wurde oben eine Buschsteppenfauna genannt. Die Hippariumen von Pikermi zerfallen deutlich in zwei osteologisch verschiedene Typen, wie dies schon Hensel (8) nachgewiesen, der für die leichtere den Namen *Hipparium mediterraneum*, für die schwerere den Namen *Hipparium brachypus* einführte. Spätere Forscher, vor allem A. Gaudry (9), glaubten Übergänge zwischen beiden Extremen nachweisen zu können und unterschieden nur eine leichte und eine schwere Varietät der einzigen Art. Zieht man zur Entscheidung dieser Frage wieder die rezente Fauna zum Vergleich heran, so findet man, daß sich nirgends unter den Huftieren, am allerwenigsten aber unter den Pferden, zwei osteologisch verschiedene Varietäten einer Art ohne geographische Scheidung am gleichen Orte aufhalten, wohl aber häufig zwei durchaus verschiedene „gute Arten“. Kommen irgendwo zwei rezente Equiden im gleichen Faunengebiete nebeneinander

vor, so bewohnen sie in der Regel nicht nur mehr minder scharf geschiedene Lebensräume, sondern unterscheiden sich auch außerdem durch soviele äußere und biologische Eigentümlichkeiten, daß man sie ohne weiteres als Arten anerkennen wird. Kein Mensch wird Halbesel und Wildpferd oder das Grévyzebra und die nördlichen, das Bergzebra und die südlichen Varietäten der Quaggas jeweils für „Varietäten“ einer Art ansehen, obzwar wenigstens im Falle der Zebras osteologische Unterschiede viel schwerer nachzuweisen wären als bei den beiden „Varietäten“ der Pikermi-Hipparionen. Daß bei letzteren Übergänge vorhanden sind, ist nicht weiter merkwürdig, denn bei den meisten Equiden gibt es nicht nur eine gewisse individuelle Variabilität in der Größe und Knochenstärke sondern auch eine Art Sexualdimorphismus in der Beziehung. Letzterer ist mir besonders beim Grévyzebra aufgefallen, bei dem die Hengste entschieden schwerer gebaut sind als die Stuten. Eine schlanke Stute von *Hipparion brachypus* und ein verhältnismäßig schwerer Hengst von *Hipparion mediterraneum* werden sich freilich kaum auseinanderhalten lassen, wenn, wie es meist der Fall ist, nur lose Metapodien und dergl. vorliegen. Das erschwert das Klassifizieren in Sammlungen selbstverständlich außerordentlich. Aber auch dieser Umstand darf kein Hindernis sein, diese Arten anzuerkennen. Varietäten einer Art, die sich soweit voneinander unterscheiden wie die Extreme der Pikermi-Hipparionen, haben in der ganzen Säugetiergeschichte wahrscheinlich niemals an einem und demselben Orte gelebt, Pferde — fossile oder rezente — sicher nicht. Im Gebiß scheinen sich beide Typen nicht zu unterscheiden. Wenigstens zeigen alle Pikermizähne, die ich in Wien und München gesehen habe, nur Größenunterschiede, nicht aber solche im Habitus und im Charakter der Schmelzfältelung. Diese ist bei allen Zähnen stark, ziemlich unregelmäßig und in der Ausbildung der einzelnen Schmelzschnüre und -schlingenteile scheinbar großen individuellen Schwankungen unterworfen. Allerdings hat man den Eindruck, daß kleinere Zähne, die man geneigt wäre, dem *Hipparion mediterraneum* zuzuschreiben, im allgemeinen eine etwas geringere Ausbildung der Fältelung aufweisen als größere, die man dem *Hipparion brachypus* zu teilen möchte. Der Innenpfeiler bleibt in der Regel bis in höheres Alter isoliert. — Alle bisher bekannt gewordenen Schädel von Pikermi zeigen eine sehr starke Entwicklung der präorbitalen Grube, gleichen aber hiervon abgesehen auffallend dem Schädel des Grévyzebras, ganz besonders durch den sehr niedrigen Schnauzenteil, der durch sehr schräge Stellung der langen Intermaxillaria hervorgerufen wird. Dem-

entsprechend ist der Nasenraum unverhältnismäßig eng. „Speed“ im hippologischen Sinne haben diese Tiere wahrscheinlich noch weniger besessen als die rezenten Zebras.

Ganz verschieden von den Hipparionen von Pikermi waren jene von Samos. Soweit ich nach dem von mir selbst gesehenen Material urteilen kann, sind hier ebenfalls zwei Arten deutlich zu unterscheiden, eine größere, die die Pikermiformen an Größe übertraf, und eine viel kleinere, zu denen als dritte noch das von Studer aufgestellte, an *Hippidion* erinnernde *Hipparium proboscideum* kommt. Erstere führt bis heute keinen spezifischen Namen; ich schlage für sie als solchen *Hipparium schlosseri* vor und behalte mir die Beschreibung nach einem im Wiener Museum liegenden sehr gut erhaltenen Schädel vor. Wangengruben besitzt dieser Schädel, aber sie sind schwächer entwickelt, als bei Pikermi-Hipparionen. Die Schmelzfältelung ist im allgemeinen einfacher als bei diesen, ganz besonders scheint der Innenpfeiler regelmäßig in einem früheren Abkauungsstadium mit dem Protoconulus zu verwachsen. Noch mehr gilt dies für das kleinere *Hipparium* von Samos, für das durch M. Schlosser (10) der von M. Pavlow (2) für einige kleinere *Hipparium*-Reste aus Südrußland aufgestellte Name *Hipparium minus* eingeführt wurde. Diese sehr kleine, außerordentlich schlanke und hochläufige Form besaß noch seichtere Wangengruben, deren Entwicklung übrigens großen individuellen Schwankungen unterliegt. Das Gebiß ist dadurch interessant, daß die Verschmelzung des Innenpfeilers sehr oft schon im Stadium der Vollusur und nicht erst im höheren Alter einzutreten scheint. Die Schmelzfältelung ist im übrigen außerordentlich einfach. Das Gebiß erinnert einerseits an gewisse *Merychippus*-Typen, andererseits an *Equus*. — Es zeigt sich also bei den griechischen Hipparionen deutlich wieder der Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Schmelzfältelung und dem Vorkommen in einer mehr oder minder ausgeprägten Steppenfauna. Die Formen von Pikermi haben als Buschbewohner stärkere Schmelzfältelung als die von Samos, die in Gesellschaft des Straußes wohl ein Leben wie die Quaggas oder Wildesel führten. Und sogar unter den Samos-Hipparionen sehen wir wieder die kleinste, auffallend flüchtig gebaute Art, die offenbar ähnlich den heutigen Halbeseln die Wüstensteppe bewohnte, im Besitz außerordentlich einfach gebauter Zähne und umgekehrt besaß das plumpe *Hipparium proboscideum*, das man sich mit seinem Rüssel unmöglich in einer dürren Steppe vorstellen kann, ein sehr kompliziertes Gebiß<sup>1)</sup>. — Das *Hipparium* der Vauchuse (Mt. Léberon)

<sup>1)</sup> Vergl. Th. Studer (11).

schließt sich eng an die schlankere Art von Pikermi an, fällt was das Gebiß anbelangt vollständig in die Variationsbreite dieser und war wohl nur durch die im Durchschnitt etwas geringere Größe verschieden. — Über die Formen von Maragha, Baltavár, Inzersdorf erlaube ich mir kein Urteil, weil das mir vorliegende Material zu gering ist. Dagegen ergab das Studium einiger Eppelsheimer Reste und der Vergleich mit der vorliegenden Literatur eine auffallende Bestätigung der wiederholt angeführten Theorie. Bei dieser Form (*Hipparium gracile* Kaup), der ausgesprochensten Waldform unter allen bisher beschriebenen Hippariumen, sehen wir auch die stärkste Schmelzfältelung, die sich z. B. gut mit jener von *Equus pectinatus* Cope vergleichen läßt — auch einer ausgesprochenen Waldweideform, wie oben gezeigt wurde.

Die gewöhnlich als *Hipparium richthofeni* Koken zusammengefaßten Reste aus China zeigen die denkbar größte Mannigfaltigkeit (3). Neben Formen, die hinter dem kleinen *Hipparium* von Samos an Einfachheit der Schmelzfältelung nicht zurückstehen, finden sich andere, welche die Inzersdorfer Zähne an Kompliziertheit erreichen. Zweifellos wird eine genauere Kenntnis auch hier enge Zusammenhänge zwischen Lebensraum und Entwicklung der Schmelzfältelung ergeben. Vorläufig wissen wir nur, daß der verschiedenen Ausbildung der Fältelung eine große Mannigfaltigkeit der Begleitfauna entspricht. — Die indischen *Hipparium*-Formen waren der Begleitfauna nach offenbar ähnlichen Lebensverhältnissen angepaßt wie die Hippariumen der Vaucluse; dementsprechend zeigen sie auch eine ähnliche im allgemeinen mittelstarke Ausbildung der Fältelung.

Wenden wir uns nunmehr zu den mittelpliozänen *Hipparium*-Arten Europas, so zeigt wiederum *Hipparium crassum* den angeführten Zusammenhang in der schärfsten Weise: diese auffallend plump und schwer gebaute Form tritt nicht nur in einer ausgeprägten Waldweidefauna auf, sondern sie hat auch die differenziertesten Backenzähne, deren Schmelzfältelung sich nur mit der des Eppelsheimer *Hipparium* vergleichen läßt, das, wie oben gezeigt wurde, in einer ganz ähnlichen Umgebung zu denken ist.

Die als Gattung *Neohipparium* Gidley abgetrennten neuweltlichen *Hipparium*-Formen werden von den amerikanischen Forschern ausdrücklich als „desertliving“ bezeichnet und zeichnen sich nicht allein durch schlanken flüchtigen Körperbau, sondern auch durch sehr einfach gebaute Backenzähne aus. Die bestbekannte Form *Neohipparium whitneyi* Gidl. erinnert sehr an *Hipparium minus* Pavl. von Samos, geht aber in

der auffallend geringen Entwicklung der Wangengrube noch über dieses hinaus. Daneben scheint es aber auch Formen gegeben zu haben, die in ihren Lebensgewohnheiten und dementsprechend auch in dem komplizierteren Gebiß sich mehr an andere altweltliche Arten anschlossen, wie z. B. die mittelpliozäne Art *Hipparrison ingenuum* Leidy. Bemerkenswert ist, daß auch amerikanische Forscher die auffallende Annäherung gewisser *Hipparrison-* (bezw. *Neohipparrison-*) Arten an *Equus* anerkennen, z. B. H. F. Osborn (12), der gleichzeitig die Ähnlichkeit von *Pliohippus* mit den südamerikanischen Hippidien hervorhebt.

#### IV. *Protohippus*, *Pliohippus* und die Hippidien.

Während die Gattung *Hipparrison* in der alten und neuen Welt auftritt und *Neohipparrison*, obwohl typisch nur in Amerika, in Eurasien doch durch sehr nahe stehende *Hipparrison*-Formen (*H. minus* Pavl.) vertreten wird, sind die annähernd gleichaltrigen Gattungen *Protohippus* und *Pliohippus*, in Amerika durch zahlreiche Arten vertreten, in der alten Welt unbekannt. Gidley (13) zählt in seiner Zusammenfassung nicht weniger als sieben *Protohippus*- und fünf *Pliohippus*-Arten auf, die einigermaßen gesichert sind. Dieser ganze Zweig der Equiden scheint in der alten Welt vollständig zu fehlen, denn es ist nicht anzunehmen, daß noch irgendwo in derselben Reste gefunden werden. Eine Erklärung für diese auffallende Tatsache läßt sich schwer geben, denn es läßt sich nicht recht einsehen, warum diese Steppenbewohner nicht ebenso in die alte Welt herüber gewandert sind wie die Hipparionen, Hasen und andere gleichzeitige Einwanderer.

Beide Gattungen zeigen einen sehr einfachen Bau der Backenzähne. Der Protocon ist stets mit dem Zahnkörper verschmolzen, die sekundäre Schmelzfältelung meist kaum angedeutet. Wangengruben sind bei beiden vorhanden. Bei *Protohippus* sind sie im allgemeinen schwächer entwickelt, meist nicht stärker als an Pikermi-Hipparionen, bei *Pliohippus* dagegen bedeutend stärker, mit scharf markiertem hinteren Rand. Zweifellos einufige Formen oder solche, die sich im Schädelbau so sehr an *Equus* anschließen, daß man sie ohne weiteres als Ahnenform gelten lassen könnte, sind bisher nicht bekannt. Dagegen scheinen einige *Pliohippus*-Formen große Ähnlichkeit mit dem südamerikanischen *Hippidium* und den dem gleichen Formenkreis angehörigen Equiden (*Onohippidium*, *Hyperhippidium*, *Parahipparrison*) zu haben. Zweifellos

gehören diese Hippidien demselben Formenkreis an wie *Pliohippus* und nichts hindert, sie als höchstspezialisierte, einufige Abkömmlinge letzterer Gattung anzusehen. *Hippidium* selbst, bei dem die Wangengruben weniger entwickelt sind, geht wohl auf eine primitivere Form zurück als es die höchst spezialisierten *Pliohippus*-Arten waren, vielleicht auf einen *Protohippus*.

## V. Die Bedeutung der Unterschiede zwischen Hipparium und Equus.

Der Grad der Ausbildung der Wangengrube ist der einzige auffallende Unterschied an den knöchigen Teilen des Schädels. Vorhanden ist diese präorbitale Grube nicht nur bei *Hipparium*, *Protohippus* und *Pliohippus*, sondern auch — wie oben erwähnt — andeutungsweise, aber sehr verschieden stark entwickelt, bei den meisten *Equus*-Schädeln. Dies legt von vornherein die Vermutung nahe, daß ihre Bedeutung bei letzteren nur die eines Rudiments ist, das bei den Ahnen eine gewisse Bedeutung besessen, diese aber bei den jüngeren Abkömmlingen längst verloren hat. Über die Art der Bedeutung gehen zwei Ansichten weit auseinander. Die eine, deren Vertreter hauptsächlich J. Sefve (14) ist, sieht in ihr den Sitz von Voraugendrüsen, ähnlich jenen gewisser Artiodaktylen, die bei den rezenten Pferden geschwunden wären. Die andere, die vor allem von Studer (11) vertreten wird, hält sie für Ansatzstellen von Muskeln, die aus irgend einem Grund, vielleicht zur Bewegung einer Art von Rüssel, bei den fossilen Pferden stärker entwickelt waren als bei den rezenten. Für die erste Ansicht lassen sich überzeugende Gründe m. E. nicht anführen. Vor allem aber sprechen einige Umstände durchaus gegen sie. Und zwar einmal die völlige Verschiedenheit in der Ausbildung der Grube gegenüber jenen Wiederkäuerschädeln, die solche Voraugendrüsen besitzen. Kein Hirsch zeigt solche Vertiefungen und Muskelansätze wie *Hipparium*, umgekehrt kein *Hipparium* eine solche Beschaffenheit der Knochen an der betreffenden Stelle wie ein Wiederkäuer. Dazu kommt, daß auch alle älteren fossilen Pferdetyphen, die z. T., wie *Hypohippus*, die Grube sehr stark entwickelt zeigen, in der Ausbildung derselben keinerlei Anklänge an den Artiodaktylen-Habitus aufweisen. Vielmehr ist der Charakter dieser Gruben auch hier ganz der von Muskelansatzstellen. Es wäre weiter-

hin anzunehmen, daß, wenn es sich tatsächlich um Reste einer Voraugendrüse handelte, diese auch im histologischen Bau der Fleischteile bemerkbar wären. Es wäre nämlich nicht einzusehen, warum ein Hautgebilde, das den darunter liegenden Knochen so nachhaltig beeinflußt hätte, nicht auch in der Haut selbst oder in den unter ihr verlaufenden Muskelzügen Spuren hinterlassen hätte. Solche Spuren nun finden sich tatsächlich nicht, weder in der Haut noch im Muskel, auch nicht bei Pferden, die die Grube selbst stark entwickelt zeigen.

Umgekehrt scheint mir alles für die Ansicht Th. Studers zu sprechen, der die Grube, bzw. ihren Hinterrand, nur für eine Vorrichtung zur Verstärkung des Muskelansatzes hält. Es setzt an dieser Stelle, wie schon erwähnt, der Heber der Oberlippe an und welche große Bedeutung dieser Muskel für die Futteraufnahme auch noch beim rezenten Pferde im Gegensatz zu den meisten Wiederkäuern besitzt, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man ein solches beim Weiden beobachtet. Man brauchte nur anzunehmen, daß dieser Muskel bei den fossilen Ahnen eine noch größere Rolle gespielt hat, um die Verstärkung seiner Ansatzstelle zu verstehen. Ein „laubrupsendes“ Pferd — um das englische Wort „browsing horse“ sinngemäß wiederzugeben —, wird gerade diesen Muskel noch viel mehr in Anspruch nehmen als ein grasendes. Und andererseits könnte es gerade die immer weiter gehende Anpassung an eine grasende Lebensweise verstehen lassen, daß bei den rezenten Pferden die Ausbildung des Muskels und damit auch die seiner Ansatzstelle nicht mehr den vollen Grad erreicht. Daß die Grube bei sehr vielen Equiden nicht einheitlich ist, sondern ihr — in diesem Falle weit nach vorn erstreckter — vorderer Teil durch eine riegelartige Knochenleiste getrennt, hätte dann seinen Grund in einer entsprechend stärkeren Entwicklung des „Senkers“ (Depressor) der Oberlippe, der an dieser Stelle ansetzt. Eine so überstarke „Depressorgrube“ wie sie *Hipparium proboscideum* oder *Onohippidium* besitzt, macht das Vorhandensein eines wirklichen Rüssels mehr als wahrscheinlich. Hierzu kommt noch die auffallende Verlängerung der Nasenöffnung nach hinten gerade bei jenen Formen, für die ein Rüssel anzunehmen wäre. Sie läßt sich nur aus der Neigung fast aller rüsseltragenden Tiere verstehen, ihre Nasenöffnung nach rückwärts zu verlegen. Nur die Schweine machen hiervon eine aus der wühlenden Betätigung des Rüssels leicht verständliche Ausnahme. Für die Mehrzahl der fossilen *Equinae* und *Proto-*

*hippinæ* wird ein eigentlicher Rüssel allerdings nicht anzunehmen sein, sondern nur eine vielleicht etwas verlängerte, jedenfalls aber sehr bewegliche Oberlippe. Schließlich darf auch nicht vergessen werden, daß bei den Perissodaktylen überhaupt die Neigung besteht, die Oberlippe zu verstärken — es sei nur an die Tapire, Palaeotherien, Hyracodontinae erinnert — während andererseits auch bei älteren Typen dieser Klasse alle Anzeichen einer Voraugendrüse fehlen.

Am Gebiß von *Hipparium* fällt gegenüber *Equus* besonders ein Merkmal auf: der isolierte Innenpfeiler (Protocon). Dieses Merkmal war es vor allem, das die Streichung von *Hipparium* aus der direkten Ahnenreihe von *Equus* zur Folge hatte. Ich habe schon in einer früheren Arbeit (15) betont, daß m. E. zu dieser Streichung kein Anlaß war. Deinn das Stadium des *Hipparium*-Zahnes — soweit dieser sich nicht durch zu starke Fältelung als aberrant erweist — ist das primitivere, ontogenetisch ältere. Der Protocon stellt ein ursprünglich vom übrigen Zahnkörper getrenntes Element dar, das — vielleicht zur Verstärkung der medialen Partie der Kaufläche — von jenem viel schärfer getrennt und weiter abgerückt ist als der Hypocon. Letzterer verschmilzt daher meist schon in einem viel früheren phylogenetischen Stadium und geht viel mehr im Zahnkörper auf als der recht selbständige Protocon. Als ursprünglich getrenntes Zahnelement erweist aber auch er sich mitunter an ganz jungen Deziduen, bei denen er häufig getrennt ist. Andererseits zeigen stark abgekaute Deziduen auch sehr oft einen vollständig verwachsenen Protocon. Der Widerspruch ist nur ein scheinbarer, hervorgerufen durch die raschere Entwicklung des Milchprämolaren, der alle Entwicklungsstadien in einem viel eiligeren Tempo durchläuft als der Dauerzahn. Die Tatsache, auf die schon M. Schlosser (3) hingewiesen hat, daß der *Hipparium*-Zahn ontogenetisch zum *Equus*-Zahn wird, wird viel zu wenig gewürdigt. Man mag über die Bedeutung des biogenetischen Grundgesetzes im einzelnen denken wie man will, daß die ontogenetische Entwicklung eines Organs genau umgekehrt verläuft wie die phylogenetische, wird wohl niemand behaupten wollen! Daß dieser Umstand von den meisten Forschern übersehen wurde, hat seinen Grund vor allem wohl darin, daß man immer nur die fertigen Zähne miteinander verglich ohne auf die Ontogenese zu achten. Ich habe oben erwähnt, daß man zuweilen an eben angekauten *Equus*-Zähnen den Protocon noch isoliert findet. Wahrscheinlich wäre dies noch viel häufiger der Fall, wenn mehr Schädel

in dem entsprechend jugendlichen Alter zur Untersuchung kämen. Andererseits wurde oben gezeigt, daß der Protocon bei vielen *Hipparrison*-Zähnen keineswegs nur im greisenhaften Stadium, in welchem dies Regel ist, sondern sehr viel früher mit dem Zahnkörper verschmilzt. Namentlich gilt dies für das kleine *Hipparrison*, das am besten aus Samos bekannt ist, aber, nach absolut gleichen Zähnen aus Maragha und China zu schließen, weit über Asien verbreitet war. Daß gerade diese Form eine solche Ähnlichkeit im Bau des Protocons mit *Equus* besitzt, gibt darum zu denken, weil sie:

1. auch in der Ausbildung der sekundären Schmelzfältelung einen primitiven, nicht über *Equus* hinausgehenden oder in anderer Richtung spezialisierten Charakter zeigt,
2. durch die geringe Entwicklung der präorbitalen Gruben beweist, daß sie auch in dieser Beziehung nicht in anderer Richtung als *Equus* spezialisiert war — etwa durch Ausbildung eines Rüssels, wie *Hipparrison proboscideum* vom gleichen Fundort —,
3. durch ihren auffallend schlanken, flüchtigen Körperbau, der sich nur mit dem der Wüstensteppen bewohnenden Halbesel vergleichen läßt, sich als Bewohnerin weiter, offener und trockener Ländereien erweist, bei der der Anreiz zur Verstärkung der mittleren Zehe auf Kosten der funktionslos gewordenen Seitenzehen jedenfalls größer war als bei einer unter üppigen Verhältnissen lebenden Wald- oder Buschform, die keine großen Entfernungen durchmessen mußte, um sich vor ihren Feinden zu decken oder zum Wasser zu gelangen.

Der Zahn dieser primitiven *Hipparrison*-Art setzt gewissermaßen das *Merychippus*-Stadium des Equidenzahnes fort. In diesem Genus, das die Ahnenformen von *Hipparrison* wie auch von *Protohippus* und *Pliohippus* enthalten muß, finden wir einerseits Formen, die den Zahnbau der beiden letztgenannten Gattungen wiederholen (*Merychippus campstris* Gidl.), andererseits — und zwar wie mir scheint häufiger — solche, die darin mehr an *Hipparrison* erinnern. Zu diesen gehört *Merychippus isonesus* Cope, von dem J. Gidley (14) sagt: „The inner cones, pr and hy, are subequal in size, small and well rounded in outline, and free at their summits in an unworn tooth. The hypocone soon joins the metaconule or posterior crescent, but the protocone remains distinct as in *Hipparrison* or *Neohipparrison*. The protocone has a rib, or projection, towards the protoconule, or anterior crescent.“ Dem Gebiß nach könnte diese Art ohne weiteres als Stammform der meisten

*Hipparrison*-Arten angesehen werden, der Bau der Wangengruben gestattet dies aber nur für jene Formen, die eine starke Entwicklung derselben aufweisen. Für Typen wie *Hipparrison minus* wird man an eine im Gebiß ähnliche Art denken müssen, die weniger ausgeprägte Wangengruben besitzt. Zweifellos aber haben wir in *Merychippus* jene Stammgattung vor uns, von der sowohl *Hipparrison* und *Neohipparrison* wie auch *Protohippus* und *Pliohippus* abzuleiten sind. Und es ist daher wichtig zu wissen, daß einzelne Arten dieses Genus auf dem *Hipparrison*-ähnlichen Ausbildungsstadium des Gebisses verharren, während andere schon die gleiche Form annehmen, wie sie *Protohippus* und *Pliohippus* zeigen, weil daraus mit Sicherheit die Inkonsistenz oder Labilität dieses Merkmals auf einer frühen Entwicklungsstufe der *Protohippinae* hervorgeht. Von dem *Merychippus*-Zahn, bei dem die Verbindung des Protocons mit dem Protoconulus offenbar auch individuellen Schwankungen unterliegt, zweigen dann die beiden Typen ab: einerseits der *Protohippus*-Zahn mit einfacher Fältelung und sehr früh verschmelzendem Protocon und andererseits der *Hipparrison*-Zahn mit einer im Laufe der Entwicklung immer komplizierter werdenden Fältelung und einem Innenpfeiler, der erst in höherem Alter verschmilzt, bei den höchst spezialisierten Formen aber ganz isoliert bleibt. Neben diesen zwei spezialisierten Zweigen der *Protohippinae* erhält sich aber ein dritter primitiver und gerade er zeigt andererseits die überraschendste Ähnlichkeit mit *Equus* nicht nur im Gebiß sondern auch im Schädelbau, d. i. *Hipparrison minus*.

## VI. Ergebnisse für die Phylogenie der Equiden.

Legt man sich also die am Anfang erwähnte Frage vor, ob die Streichung von *Hipparrison* aus der Ahnenreihe von *Equus* berechtigt war oder nicht, so muß man sagen, daß sie wohl dem damaligen Stande der Forschung entsprach, daß aber heute bei viel genauerer Kenntnis von *Hipparrison* nicht mehr daran festzuhalten ist. Vielmehr wissen wir, daß die primitive Stammgattung *Merychippus* sich nicht nur über *Protohippus* sondern auch über *Hipparrison* (*H. minus!*) in *Equus*-ähnlicher Richtung fortentwickelte. Nur von einer so primitiven Form, wie sie dieses kleine *Hipparrison* darstellt, lassen sich alle unsere rezenten Equiden zwanglos ableiten, keinesfalls aber von dem ältesten echten Pferd Eurasiens *Equus*

*sivalensis*, das sich bereits als hochspezialisiert erweist und z. B. als Ahnenform der Esel, Halbesel oder Zebras nie in Betracht kommen könnte. Will man nicht annehmen, daß die Ahnen aller dieser Stämme im mittleren Pliozän nebeneinander nach Eurasien eingewandert sind — wofür auch nicht der Schatten eines Beweises vorläge — so muß man an einer bereits früher in die alte Welt gelangten gemeinsamen Ahnenform festhalten, die dann wohl schon damals auch in Afrika einwanderte und hier, wo die Lebensbedingungen annähernd die gleichen blieben, sich am wenigsten verändert hat. Bei der weiten Verbreitung über ein großes Steppengebiet hatte diese Stammform einerseits keinen Anlaß, die bei so vielen Perissodaktylen vorhandene Anlage zum Rüssel weiter auszubilden, im Gegenteil: die immer zunehmende Anpassung an das Grasen muß alle derartigen Anlagen geradezu unterdrückt haben<sup>1)</sup>. Andererseits muß eben das Leben in freier trockener Steppe eine Beschleunigung des Überganges von der funktionellen Einhäufigkeit des *Hipparium* in die tatsächliche von *Equus* bewirkt haben. Wo dieser Lebensraum nicht vorhanden war, wie bei den meisten Hippariumen des europäischen Pliozän, die, wie oben gezeigt wurde, nicht die freie Wüsten- oder Grassteppe, sondern Waldweide oder Buschsteppe bewohnten, da fehlte nicht nur der Anreiz zur Erlangung voller Einhäufigkeit — trotz aller hierzu vorhandenen „Tendenz“! — sondern es waren auch solche Formen viel mehr der Gefahr ausgesetzt auf „Sackgassen der Entwicklung“ gedrängt zu werden, z. B. durch Ausbildung von Rüsseln bei Wald- oder Buschformen. — Die Anpassungen an das Wald- und Buschleben wiederholten sich im Verlauf der Weiterentwicklung der eurasiatischen Equidenstämme noch mehrmals, aber die Einhäufigkeit war erlangt, die Neigung zur Rüsselbildung unterdrückt, so daß die Wald- oder Buschformen von *Equus* von ihren Steppen bewohnenden Verwandten äußerlich nur wenig verschieden sind. Eine ganz überraschende Ähnlichkeit zeigen alle diese Formen nur im Gebiß durch überreiche Entwicklung von sekundärer Schmelzfältelung.

*Protohippus*-*Pliohippus* führen einerseits unter Beibehaltung und Verstärkung der rüsselartigen Oberlippe zu den *Hippidium*-artigen Formen und sind zweifellos als deren Ahnen anzusehen. Schwerer zu beantworten ist die Frage nach stammesgeschichtlichen Beziehungen

<sup>1)</sup> Vergl. den analogen Gegensatz zwischen dem nur von Gras lebenden *Atelodus simus*, dem „Breitmaulnashorn“, und dem laubrumpfenden gewöhnlichen Doppelnashorn *Atelodus bicornis*, dessen Oberlippe in einen Finger verlängert ist.

zwischen diesen Formen und den „*Equus*“-Arten Nordamerikas, also den als *Neohippus* Abel (4) abzutrennenden, äußerlich aber von den altweltlichen nicht verschiedenen Quartärpferden Nordamerikas. Die Gattung *Equus* tritt in Eurasien scheinbar früher auf, als in Amerika; das würde dafür sprechen, daß manche amerikanische Quartärpferde als Rückwanderer aus Asien anzusehen wären. Für einzelne möchte ich diese Beziehungen als äußerst wahrscheinlich annehmen und zwar einerseits für Formen, die sich wie *Equus pacificus* oder *Equus giganteus* äußerst enge an die großen Waldweidepferde Eurasiens anschließen, andererseits für *Equus calobatus* (= *E. semiplicatus*?), das gleiche enge Beziehungen zu den Halbeseln zu besitzen scheint. Bei dem großen Faunenaustausch, der im Quartär zwischen Nordamerika und Asien stattfand, wäre es nicht einzusehen, warum neben Braunbär, Elch und Wapiti, Rentier, Wildschaf und Bergantilope nicht auch Pferde nach Nordamerika gelangt sein sollten. Andererseits weichen viele nordamerikanische Quartärpferde von den eurasiatischen spezifisch stark ab und zwar wiederum vor allem Waldweideformen, wie *E. pectinatus*, *E. fraternus* und andere. Das wären dann wohl echte „*Neohippus*“-Arten im Sinne O. Abels, d. h. Abkömmlinge des altamerikanischen *Protohippus*-Stammes, die sich durch den Übergang zur waldbewohnenden Lebensweise auch die gleiche Anpassung erwarben wie ihre älteren Verwandten mit gleicher Lebensweise, nämlich äußerst kompliziert gefältelte Backenzähne. Eine *Protohippus*- oder *Pliohippus*-Art, die man als Ahnenform bezeichnen könnte, ist bisher allerdings nicht bekannt geworden. Die Frage, ob die große Zahl nordamerikanischer Steppenpferde, vor allem der Formenkreis von *Equus complicatus*, ferner *Equus scotti*, dann die mutmaßlichen Bewohner von Wüstensteppen wie *Equus tau*, *E. conversidens*, amerikanischer Abstammung sind, ist noch schwerer zu beantworten. Ich halte es aber für wahrscheinlich, denn engere Beziehungen zu irgendwelchen rezenten oder quartären eurasiatischen Pferdegruppen scheinen ihnen zu fehlen. Auch diese Pferdeformen wären also wohl als *Neohippus* zu bezeichnen.

### Zitierte Literatur.

1. M. Weithofer, Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Pikermi. Beitr. Pal. Geol. Österr.-Ung. usw., Bd. 6, 1888.
2. M. Pavlow, Etudes sur l'histoire naturelle des Ongulés, II. IV, V. Moscou 1888—1890.

3. M. Schlosser, Die fossilen Säugetiere Chinas. Abh. k. bayr. Ak. Wiss., Kl. II, Vol. XXII, 1908.
4. O. Abel, Die vorzeitlichen Säugetiere. Jena 1913.
5. J. W. Gidley, Tooth Charakters and Revision of the North American Species of the Genus *Equus*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., Vol. XIV, 1901.
6. E. Troxell, The Vertebrate Fossils of Rock Creek, Texas. Am. Journ. Science, Vol. XXXIX, 1915.
7. O. Hay, Notes on some Fossil Horses. Proc. Unit. States Nat. Mus., Vol. 44, 1913.
8. R. Hensel, Über Hipparium mediterraneum. Abh. Kgl. Ak. Wiss., Berlin 1860.
9. A. Gaudry, Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Paris 1863.
10. M. Schlosser, Über Säugetiere und Süßwassergastropoden usw. Jahrb. f. Min. Geol. 1907, Bd. II.
11. Th. Studer, Eine neue Equidenform aus dem Obermiozän von Samos. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1911.
12. H. F. Osborn, The Age of Mammals. New York 1910.
13. J. W. Gidley, Revision of the Miocene and Pliocene Equidae of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. XXIII, 1907.
14. J. Sefve, Die fossilen Pferde Südamerikas. Kgl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Bd. 48, Upsala u. Stockholm 1912.
15. O. Antonius, *Equus Abeli* etc. Beitr. Pal. Geol. Österr.-Ung., Bd. 26, 1913.

## Kleinere Mitteilungen.

---

### Berichtigung.

Infolge eines Versehens sind in dem Sammelreferat von Nachtsheim, Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologischen Grundlagen, in Figur 2 auf Seite 133 zwei Bezeichnungen vertauscht worden. In der  $F_1$ -Generation muß es rechts heißen „rotäugig“ (statt „weißäugig“), in der  $F_2$ -Generation muß es rechts heißen „weißäugig“ (statt „rotäugig“).

## Referate.

1. **Pascher, A., 1914. Über Flagellaten und Algen.** Ber. dtsch. bot. Ges. 32, S. 136—160.
2. **Pascher, A., 1915. Animalische Ernährung bei Grünalgen.** Ber. dtsch. bot. Ges. 33, S. 427—442.
3. **Pascher, A., 1916. Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten.** I und II. Arch. Protistenkunde 36, S. 81—136.  
III und IV. Arch. Protistenkunde 37, S. 15—64.
4. **Pascher, A., 1916. Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen.** Ber. dtsch. bot. Ges. 34, S. 440—447.

Auf Grund langjähriger Studien an einer großen Zahl von Einzelobjekten unterzieht der Verf. die Stellung der Flagellaten im System einer Revision.

Die Flagellaten stehen am Anfang des Systems und werden bald von den Botanikern, bald von den Zoologen für sich in Anspruch genommen; die tiefere Ursache dieser Zwitterstellung findet in den genannten Studien ihre Erklärung. Es lassen sich innerhalb der Flagellaten parallele Entwicklungsreihen aufstellen, deren Endglieder durch zahlreiche Übergangsformen fließend miteinander verbunden sind. Die Richtung der Entwicklung ist ernährungsphysiologisch bedingt. Bei Betonung der animalischen Ernährung kommt es zur Ausbildung der apoplastiden Rhizopodenorganisation; bei Betonung der holophytischen Ernährung entsteht die zelluläre (Algen-) Organisation. Damit ist die jetzt wohl allseitig anerkannte Beziehung der Flagellaten zu den Algen festgelegt: die Algen leiten sich von den Flagellaten polyphyletisch ab; wahrscheinlich aber nicht von rezenten Flagellaten, denn diese sind keineswegs primitive, sondern teilweise hochorganisierte Formen und wohl selbst polyphyletischen Ursprungs.

Andererseits weist aber die Entwicklung der Rhizopodenorganisation mit aller Entschiedenheit darauf hin, daß auch die Rhizopoden nicht primitive, sondern abgeleitete Organismen sind, angepaßt an eine animalische Ernährungsweise.

Ein besonderer Wert kommt für die Beurteilung dieser Ableitungen den Schwärmern zu. Sowohl die Schwärmer der Algen, als auch die der Rhizopoden sind phylogenetisch einzuwerten. Flagellatenstadien blieben als Propagationsformen bei den verschiedenen Algenarten erhalten und haben „in ihrer Morphologie charakterisierende Details der betreffenden Flagellatenreihen treu bewahrt“; solche Details sind: Chromatophoren, Stoffwechselprodukte usw.; das gleiche gilt für die Schwärmer der Rhizopoden.

Im einzelnen gelangt der Verf. in den obengenannten Arbeiten (1—4) zu folgenden Resultaten:

(1.) Bei dem Übergang von der typischen Flagellate zur Algenorganisation lassen sich mehrere Stufen unterscheiden: a) palmelloide Formen (Tetrasporalenorganisation), b) zelluläre Formen (Protococcalenorganisation), c) bei gleichzeitiger Kern- und Zellteilung fädige Formen (Ulotrichalenorganisation) oder d) bei Kernteilung ohne Zellteilung schlauchige Formen (Siphonalenorganisation).

Diese Organisationsstufen wiederholen sich in allen Reihen. Dabei unterscheidet der Verf. die folgenden Stämme:

I. Stamm **Chrysophyta**; hierzu gehören die einander morphologisch ähnlichen Chrysophyceae, Heterocontae und Bacillariales. Bei den Chrysophyceae überwiegt die Flagellatenreihe, bei den Heterocontae die Algenreihe. Die Bacillariales stellen eine Sackgasse dar, ihre besonderen Eigenschaften sind durch ihre Einzelzellindividualität bedingt.

II. Stamm **Pyrrhophyta**; vor die hierher gehörigen Cryptophyceae und Dinophyceae kann der Verf. eine neue primitivere Gruppe, die Desmocontae stellen, von denen bisher nur die Flagellaten- und Tetrasporalenorganisationsstufe gefunden ist, während andererseits bei den Cryptophyceae und Dinophyceae rhizopodiale Formen fehlen; bei letzteren dominiert die bewegliche Flagellatenform; doch sind auch zelluläre Formen bekannt geworden, so daß die Dinoflagellaten keine Sonderstellung einnehmen.

III. Stamm **Phaeophyta** zeigt keinen Anschluß nach unten.

IV. Stamm **Chlorophyta**, dessen Ableitung von der Flagellatenstufe der Volvocales bekannt ist. Ihnen schließen sich die Konjugaten an. Die Zusammenfassung dieser mit den Bacillariales und den Dinoflagellaten zu einem Stamm der Zygotyphen läßt sich nicht aufrecht erhalten. Was die drei Gruppen vereint, sind Konvergenzerscheinungen, beruhend auf ihrer Ausbildung als Einzelzellindividuen, die zu einer Rückbildung der Schwärmer und Ersatz dieser Fortpflanzungsweise durch Konjugation führte.

V. Wie die Phaeophyta ohne Anschluß nach unten bei den Algen stehen die **Eugleninae** und **Chloromonadinae** ohne Anschluß nach oben bei den Flagellaten.

(3.) In den bisherigen, zumeist auf Sann zurückgehenden Systemen der Flagellaten sind den farbigen Flagellaten, die den Übergang zu den Algen darbieten, drei Reihen farbloser Flagellaten vorangestellt: Pantostomatinae, Protomastiginae und Distomatinae und durch diese Stellung an den Anfang des Systems als primitive Formen gekennzeichnet. In den vier „Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten“ im Archiv für Protistenkunde (Bd. 36—37) hat nun der Verf. nachgewiesen, daß fast alle Reihen der gefärbten Flagellaten Glieder besitzen, die sekundär farblos geworden sind. Unter Verlust von Chromatophor und Stigma haben sich rhizopodiale Formen ausgebildet, die vielfach zu animalischer Ernährungsweise übergegangen sind. Diese zeigen eine solche Übereinstimmung mit den echten Rhizopoden, daß die Vermutung sich aufdrängt, „weder die ‚Amoeben‘ im einzelnen, noch die Rhizopoden im allgemeinen seien ursprüngliche Organismen“, sondern nichts anderes, als „farblos gewordene, der animalischen Ernährung angepaßte Flagellatenabkömmlinge und den Schwärmern der Rhizopoden kommt dieselbe phyletische Bedeutung zu wie den Schwärmern der verschiedenen Algenreihen.“

Die Studien bringen reiche Tatsachenbelege aus den verschiedensten Gruppen: den Chrysomonadinen, Heterochlorinen u. a. Beispielsweise ist *Dinamoebidium* (erst als *Dinamoeba* bezeichnet) eine amöboide Dinoflagellate,

als Flagellate durch Chromatophor, Stoffwechselprodukte (Leukosin), Cysten und Form der Schwärmer gekennzeichnet, im übrigen typische Amöbe.

Auf eine engen Beziehung zwischen Flagellaten und Rhizopoden weisen die bei beiden Gruppen vorkommenden Fusionsplasmodien. Andererseits wurden die von Volvox und Eudorina bekannten Filarplasmodien hier bei einer Chrysomonade nachgewiesen.

(2.) Eine Bestätigung findet die Auffassung, daß diese rhizopodiale Organisation ein Reduktions- und nicht ein primitives Stadium ist, in der Tatsache, daß sich bei einigen hochentwickelten Algen (Tetraspora, Draparnaldia und Stigeoclonium) amöboide Organisationsstufen mit animaler Lebensweise nachweisen ließen. Hier kann ein Zweifel über den sekundären Charakter des scheinbar primitiven Zustandes nicht bestehen.

(4.) Es ist nun gelungen, für vereinzelte Formen der drei obgenannten farblosen Flagellatenreihen den Anschluß an farbige Flagellaten festzustellen. Demzufolge fügen sich diese Formen sehr verschiedenen Gruppen farbiger Flagellaten an. Was sie zusammenhält, sind wiederum Konvergenzerscheinungen infolge gleichsinniger Entwicklung unter dem Einfluß gleichartigen Lebens — speziell Ernährungsbedingungen.

Auf Grund dieser Studienergebnisse läßt sich die Vorstellung der drei obengenannten Reihen farbloser Flagellaten als primitive Formen vor die Reihen der gefärbten Flagellaten nicht aufrecht erhalten. Wohl aber empfiehlt es sich aus praktischen Gründen — nach Ausscheidung derjenigen Formen, für die ein Anschluß gefunden ist — den großen noch bleibenden Rest, der durch die Reduktionsmerkmale zusammengehalten wird, auch zusammen zu lassen, da er sich einer Einordnung entzieht, vielleicht dauernd entziehen wird.

E. Schiemann.

**de Vries, Hugo. Oenothera Lamarckiana mut. velutina. The Botanical Gazette, Jan. 1917.**

Aus seiner fertilen Rasse von *O. Lamarckiana* mut. *laxa* × mut. *semilata* (Gruppenweise Artbildung, S. 256 und 257) erhielt Verf. eine Mutation, die er anfänglich *Blandina* taufte, aber die sich später als die reine *Velutina* herausstellte, bekanntlich der Typus, der in der Hälfte der Keimzellen der *O. Lamarckiana* vererbt wird. Die Mutation ist sehr konstant und von *O. Lamarckiana* leicht durch alle jene Merkmale zu unterscheiden, die auch die *Velutina*-Individuen aus Kreuzungen von *O. Lamarckiana* mit anderen Arten charakterisieren. Namentlich stimmt die Beschreibung zu der in „Gruppenweise Artbildung“ für *O. (Lamarckiana) biennis Chicago velutina* gegebenen. Im allgemeinen verhält sie sich der *O. Lamarckiana* gegenüber rezessiv, aber ein dominierendes Merkmal bildet die Glätte der Blätter, die bei *O. Lamarckiana* bucklig sind, offenbar infolge eines zu geringen Wachstums parallel der Blattoberfläche. Mutationen brachte die neue Form bis jetzt in einem Verhältnis von 0,1% nur sehr wenige hervor, nämlich vier, alle einem Typus *Spiralis* angehörig, mit gelben schmalen spärlich gezähnten und spiralfisch gedrehten Petalen, und sie bestätigt also die vom Verf. in „Gruppenweise Artbildung“ gegebene Regel, daß Mutanten häufig einen niedrigeren Mutationskoeffizient haben, als die Mutterart.

Ist die Mutation *Blandina* wirklich *O. Lamarckiana* mut. *velutina*, so muß sie bei Kreuzung mit einer Art, mit der *O. Lamarckiana* die Zwillinge *Laeta* und *Velutina* gibt, nur den *Velutina*-Typus auftreten lassen und dieser muß identisch sein mit der *Velutina*, die aus der Verbindung von *O. Lamarckiana*

mit der nämlichen Art hervorgeht. Dies ist nun in der Tat der Fall, wie Verf. durch das Studium der Kreuzungen *O. muricata*  $\times$  *blandina*, *blandina*  $\times$  *biennis* *Chicago*, *Hookeri*  $\times$  *blandina* und *blandina*  $\times$  *Cockerelli* feststellen konnte. Die Kreuzung *Lamarkiana*  $\times$  *blandina* gibt, wie man erwartet, Zwillinge, nämlich einerseits mit der *Blandina* identische *Velutina*-Individuen und dann *Laeta*-Individuen, die der *O. Lamarkiana* nicht absolut gleich sind, sondern sich durch glatte Blätter, namentlich in der Infloreszenz, von ihr unterscheiden. Letzteres kann man verstehen, wenn man bedenkt, daß in der *O. Lamarkiana* mut. *velutina* offenbar eine Eigenschaft für glatte Blätter aktiv anwesend ist und in der *O. Lamarkiana* selbst nicht. Die Blütengröße der *Laeta*-Individuen stimmt mit der der *O. (Hookeri  $\times$  Lamarkiana) laeta* überein und ebenso wie diese, die einzige bis jetzt bekannte *Laeta*, welche nicht konstant war, sondern spaltete, spalten sie in *Laeta* und *Velutina*.

Verf. studierte genau die Keimkraft der Samen seiner neuen Mutation, sowie der Bastarde mit *O. Lamarkiana*, welche Art bekanntlich nur für die Hälfte keimkräftige Samen erzeugt. Ebenso wie verschiedene andere Mutanten kehrte die *O. Lamarkiana* mut. *velutina* zu der vollen Keimkraft der meisten *Oenothera*-Arten zurück. Ebenso wie die Samen, hervorgegangen aus der Verbindung von *O. Lamarkiana* mit diesen Arten, die volle Keimkraft besitzen, ebenso weisen auch die Samen, erhalten durch Kreuzung von *O. Lamarkiana* mit *O. Lamarkiana* mut. *velutina* und umgekehrt die volle Keimkraft auf. Es deutet dies darauf hin, daß bei der Entstehung der Mutation *Velutina* nicht nur eine Eigenschaft für glatte Blätter aktiv wurde, sondern auch noch eine zweite für volle Keimkraft der Samen. Das Studium der Keimkraft der Samen geselbststeter *Laeta*- und *Velutina*-Individuen aus der Kreuzung *O. Lamarkiana*  $\times$  *O. Lamarkiana* mut. *velutina* lehrte folgendes. Die *Laeta*-Individuen liefern zu  $\frac{3}{4}$  Teilen Samen mit der vollen, zu  $\frac{1}{4}$  solche mit der halben Keimkraft. 15 Nachkommen einer *Laeta* mit hohem Keimprozent der Samen trugen ausnahmslos eine hohe Keimkraft der Samen zur Schau. Die durch Selbstung der *O. (Lamarkiana  $\times$  Lamarkiana mut. velutina) velutina*-Individuen gewonnenen Samen erwiesen sich in allen Fällen zu ungefähr 70% keimkräftig, also weniger, als die der Mutation, aber besser, als die der *O. Lamarkiana*. Verf. meint, dieses merkwürdige Ergebnis sei vielleicht damit in Zusammenhang zu bringen, daß Pflanzen des *Blandina*-Typus hohe Anforderungen an die Kultur stellen und die Menge guter Samen leicht durch ungünstige Umstände beeinträchtigt wird. Nachkommen dieser *Velutina*-Individuen zeigten sich jedenfalls wieder im Besitze der vollen Keimkraft.

Theo. J. Stomps.

**Surface, F. M., 1916. On the inheritance of certain glume characters in the cross *Avena fatua*  $\times$  *A. sativa* var. *Kherson*. Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A. 2, S. 478—484, 3 Fig.**

Zu den besten Mitteln der Eigenschaftsanalyse gehört ohne Frage die Kreuzung mit den Wildformen. Wie v. Ubisch nachgewiesen hat, besitzt die Wildform der Gerste alle bisher untersuchten Faktoren (bis auf einen) dominant. Das gleiche gilt wohl auch für Weizen und Hafer. Diese Tatsache macht die Wildformen besonders geeignet, als Analysator bei der Faktorenuntersuchung zu dienen.

Der Verf. berichtet über eine solche Kreuzung eines Saathafers mit dem Wildhafer *Avena fatua*. Die Kreuzung wurde mit zwei durch fünf Jahre rein gezogenen Linien ausgeführt.  $F_1$  war intermediär. Die Spaltung in  $F_2$

ergab für die Wildform den Besitz dreier Farbfaktoren: für schwarz, grau und gelb, die unabhängig voneinander spalten. Selbständig spaltet, durch einen Faktor bedingt, die Wild- bzw. Kulturform der Kornbasis, erstere durch einen ringförmigen Wulst gekennzeichnet, letztere durch schmale zugespitzte Form. Dagegen zeigten sich die Eigenschaften Behaarung und Begrannung, im ganzen sieben Merkmale, die Nilsson-Ehle als von einem Faktor abhängig ansieht, zwar i. A. korreliert, doch scheint es, daß einzelne Korrelationen mitunter gebrochen werden können; hierüber bringt die Arbeit indes nichts Näheres.

Eine sehr interessante Weise partieller Vererbung hat die Behaarung der Deckspelze: Die Rückenbehaarung des oberen und unteren Kornes eines Ährchens werden unabhängig voneinander vererbt; aber die Behaarung des oberen Kornes ist phänotypisch bedingt durch Anwesenheit des Faktors für Behaarung des unteren Korns, so daß also obere behaarte Körner nie mit unteren kahlen zusammen vorkommen. Während nun die Behaarung des unteren Kornes über ihr Fehlen dominiert, verhält sich dies beim oberen Korn umgekehrt — die kahle Deckspelze dominiert über die behaarte. Endlich wird die Spaltung durch eine doppelte Koppelung kompliziert; 1. ist der Faktor für Rückenbehaarung des unteren Kornes mit dem Faktor für schwarze Farbe i. V. 150 : 1 gekoppelt, wodurch sich die Zahlen 345 schwarz, behaart : 2 schwarz, glatt : 0 nicht schwarz, behaart : 118 nicht schwarz, glatt erklären; 2. ist der Faktor für Rückenbehaarung des oberen Kornes mit dem Faktor für die abgeplattete Basis der Wildform i. V. 65 : 1 gekoppelt. Bei Berücksichtigung nur der schwarzen Pflanzen entspricht (wegen der phänotypischen Abhängigkeit im oben beschriebenen Sinne) dies Verhältnis dem Ergebnis:

257	glatt,	mit Kulturbasis,
2	behaart,	"
3	glatt,	mit Wildbasis,
85	behaart,	" "

Diese Koppelungsergebnisse lassen sich zwanglos durch die Morganische Lokalisationshypothese erklären. Der Verf. ist jedoch den Einzelheiten noch nicht genauer nachgegangen und entwirft versuchsweise folgendes Bild für die Lagerung der Faktoren im Chromosomenbestand. Es wären anzunehmen: drei Chromosomen für

1. schwarze Kornfarbe + Rückenbehaarung des unteren Kornes,
2. graue Kornfarbe,
3. gelbe Kornfarbe,

ein viertes Chromosom für Wild- bzw. Kulturbasis + die sieben Charaktere bezüglich Begrannung und Behaarung; und im gleichen Chromosom, etwas abseits stehend der Faktor für Rückenbehaarung des oberen Kornes, womit die zu etwa 0,7% auftretende Brechung der Korrelation (cross-over) sich erklären ließe.

E. Schiemann.

**Diels, L., 1916. Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen.** Ber. dtsch. bot. Ges. 34, S. 758—774, 4 Textfig.

In der Frage, welche Reihe an den Anfang der Angiospermen zu setzen ist, ist das letzte Wort noch nicht gesprochen. Wettstein und viele andere stellen die Monochlamydae voran (Pseudanthienlehre) und leiten deren sehr einfache Blüten ab von der Gymnospermenblüte mit gleichzeitigem Übergang

von Windblütigkeit zu Insektenblütigkeit. Dagegen läßt die Strobilustheorie die Angiospermen mit den Polycarpicae beginnen, unter denen wieder die Ranales den ersten Platz einnehmen. Diese Theorie zu stützen, bringt der Verf. einen neuen Beitrag auf Grund von Untersuchungen an den zu den Ranales gehörenden Gattungen *Eupomati* und *Calycanthus*.

Morphologisch ist neben dem den Ranales gemeinsamen Merkmal des spiralen polymer ausgebildeten Androeceums und Gynoeciums erstens ein allmählicher Übergang von Brakteen über petaloide Gebilde zu Staubblättern zu beobachten. Zweitens klingt die Fertilität der Mikrosporophylle allmählich ab, so daß zwischen diese und die Makrosporophylle eine sterile Zone eingeschaltet ist; diese Erscheinung ist darum besonders bemerkenswert, weil sich an dieser Stelle gerade die phyletische Trennung der Angiospermen von den Gymnospermen in blütenmorphologischer Hinsicht vollzogen hat; bei den späteren Angiospermen hat sich dieser sterile Kreis wieder verloren. Primitiv ist endlich bei *Eupomati laurea* das Gynoecium gestaltet, dessen Narbenpapillen direkt auf dem oberen Rande der Fruchtblätter sitzen, ohne daß ein Griffel ausgebildet ist.

Blütenbiologisch erweisen sich die untersuchten Arten als kantarophil; und zwar ist ein Futtergewebe in Gestalt eines einschichtigen haarartigen Überzuges auf den Staminodien vorhanden. Die Haare sind stark fett-, ölf- und eiweißhaltig und dienen bestimmten Käfern zur Nahrung, die dabei die Bestäubung der teilweise völlig allogamen Blüten besorgen. Nicht alle von Delpino unter der Bezeichnung Magnolia-Typus zusammengefaßten als kantarophil bezeichneten Formen halten bei genauer Prüfung stand; nur bei *Victoria regia* konnte ein dem oben beschriebenen gleichartiges Futtergewebe nachgewiesen und — im Gewächshaus — die Bestäubung durch Käfer beobachtet werden.

Nun reichen die Käfer zeitlich weiter zurück als die übrigen blütenbesuchenden Insektenklassen; und speziell die bei *Eupomati* beobachteten Cucalioniden sind eine sehr alte Familie; somit wird auch durch diese Beobachtungen das hohe Alter der Ranales bestätigt. Nimmt man hinzu, daß Kantarophilie nicht nur bei den Gnetales, sondern 1913 von Rattray auch bei den Cykadaceen gefunden wurde, so muß man daraus den Schluß ziehn, daß sich die Entomogamie nicht erst mit dem Übergang der eingeschlechtigen zur zwittrigen Blüte aus der Anemogamie vollzogen haben kann: beide Formen der Fremdbestäubung kommen vielmehr schon bei den Gymnospermen nebeneinander vor; sie müssen daher auch bei den Angiospermen als phyletisch gleichwertig angesehen werden.

E. Schiemann.

**Hedrick, U. P. and Anthony, R. D. Inheritance of certain characters of grapes.** Journal of agricultural research IV, 1915, S. 315—330.

**Valleau, W. D. Inheritance of sex in the grape.** The American Naturalist L, 1916, S. 554—564.

Hedrick und Anthony berichten über Versuche mit Reben; die in „the Horticultural Department of the New York Agricultural Experiment Station“ ausgeführt wurden. Den mitgeteilten Sortennamen nach waren die benutzten Reben meistens Varietäten der Art *Labrusca* oder Kreuzungen von solchen mit den Arten *Vinifera*, *Aestivalis*, *Riparia* usw. Es wurden sowohl Kreuzungen ausgeführt als auch Nachkommen geselbststeter Sorten erzogen. Leider sind die Resultate der Kreuzungen meistens von wenig theoretischem Wert, da das Kastrieren zu spät ausgeführt wurde. In einigen

Kontrollversuchen, wo die kastrierten Blüten nicht bestäubt wurden, zeigten diese jedoch beinahe gleich oft Beeren wie bestäubte Blüten. Die Resultate der Untersuchungen über die Vererbung von Qualität, Beerengröße, Beerenform und Reifezeit, die ganz unregelmäßig sind, sind deswegen sehr unsicher. Dagegen kann man einige Schlüsse über die Vererbung der Beerenfarbe ziehen, da hier die Resultate mehrerer Selbstbestäubungen vorliegen. Die Verf. teilen die Farben der Beerenhaut in drei Gruppen, die aber nicht scharf getrennt sind, nämlich schwarze, rote und weiße, und unterscheiden außerdem innerhalb der roten Gruppe eine dunklere und eine hellere. Weiß zeigte sich zu Schwarz und Rot rezessiv. Die schwarzbeerigen Sorten gaben entweder nur schwarze Nachkommen, oder schwarze und rote nach dem Verhältnis 3 : 1, oder schwarze und weiße nach dem Verhältnis 3 : 1, oder schwarze, rote und weiße. Auf das Verhältnis bei den letzteren gehen die Verf. nicht ein, die Gesamtzahl zeigt aber, wie der Ref. schon früher (in dieser Zeitschrift XVII, S. 25) hervorgehoben hat, deutlich das Verhältnis 9 : 3 : 4 und spricht damit für die Annahme von zwei Genen, von denen das eine allein die rote Beerenfarbe, das andere allein keine Farbe (= Weiß), mit dem ersten zusammen aber die schwarze Beerenfarbe verursacht. Mit dieser Erklärung stimmen zwar die Nachkommenschaften einzelner Sorten nicht überein, doch kann dies wahrscheinlich dadurch erklärt werden, daß die Farbengruppen schwer abzugrenzen sind.

Unklar sind die Resultate in bezug auf die Vererbung der Selbststerilität und des Geschlechts. Formen mit zurückgebogenen Staubfäden haben sehr schlechten Pollen und sind mehr oder weniger selbststeril (= Weibchen), während diejenigen mit geraden Staubfäden immer guten Pollen haben und entweder männlich oder hermaphroditisch sind. Da die Verf. nur die Gesamtzahlen angeben und dabei die beiden Formen mit geraden Staubfäden zusammenführen und außerdem hier das späte Kastrieren Fehler verursacht haben kann, sind die Resultate von wenig Wert. Die Verf. nehmen eine verschiedene genotypische Konstitution der Eizellen und der Pollenkörper an. Sie vermuten, daß die Hermaphroditen umgewandelte Weibchen sind, deren Eizellen ♀♀ und deren Polenkörper ♀♂ sind, und daß Individuen von der Konstitution ♀♀ nicht gebildet werden können.

Valleau versucht eine Erklärung der Resultate von Hedrick und Anthony über die Geschlechtsvererbung zu geben. Er hält die Auffassung dieser Autoren für falsch und stellt die Hypothese auf, daß die Weibchen FF, die Männchen FM oder MH, die Hermaphroditen FH oder HH sind. Da bei den Weibchen der Pollen oft nicht ganz befruchtungsfähig ist, sondern zuweilen einzelne gut ausgebildete Körner vorkommen, vermutet der Verf., daß Variation in der Unterdrückung der Männlichkeit vorkommt. Mit der Theorie des Verf. stimmen die Resultate von Hedrick und Anthony ziemlich gut überein, da aber diese Resultate selbst sehr zweifelhaft sind, kann die Theorie erst durch weitere genaue Versuche geprüft werden.

H. Rasmussen, Hilleskö, Landskrona.

**Dahlgren, K. V. O.** Über einige Kreuzungsversuche mit *Chelidonium majus* L., *Polemonium coeruleum* L. und *Lactuca muralis* L. Svensk Botanisk Tidskrift XII, 1918, S. 103—110.

Mit *Chelidonium majus* hat der Verf. die schon von de Vries untersuchte Kreuzung *laciniatum* × *normale* ausgeführt und dabei wie de Vries gefunden, daß der Normaltypus dominiert und daß in  $F_2$  eine Spaltung nach

3 : 1 stattfindet. Die reziproke Kreuzung gab, wie erwartet, in  $F_1$  daselbe Resultat, die  $F_2$ -Generation von dieser wurde nicht untersucht. Außerdem hat der Verf. mit *Chelidonium majus* die Kreuzung *normale*  $\times$  *laciniatum f. pleniflora* ausgeführt und dabei in  $F_1$  nur Individuen des normalen Typus, in  $F_2$  Spaltung, wahrscheinlich nach dem Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1, erhalten. Als neue Kombinationen sind *normale f. pleniflora* und *laciniatum* aufgetreten.

Bei *Polemonium coeruleum* hat der Verf. die weißblühende Form mit der blaublühenden gekreuzt und dabei in  $F_1$  Dominanz des blaublühenden Typus konstatiert. Dasselbe Resultat hat schon de Vries erhalten, der aber nichts über die  $F_2$ -Generation erwähnt. Der Verf. hat in  $F_2$  eine monohybride Spaltung erhalten.

Sehr interessant sind die Resultate der Kreuzung *Lactuca muralis normale*  $\times$  *atropurpurea*. Diese Form ist von Anthocyan dunkel braunrot gefärbt. Die  $F_1$ -Pflanzen dieser und der reziproken Kreuzung waren alle grün und in  $F_2$  trat eine Spaltung nach 3 : 1 ein. Die dunkelrote Farbe ist also rezessiv und dies ist der erste bekannte Fall, wo reiche Anthocyanfärbung vegetativer Teile sich zu schwacher oder fehlender Anthocyanfärbung rezessiv verhält und nicht gleichzeitig eine andere rezessive anthozyanfreie Form bekannt ist.

H. Rasmuson, Hilleskög, Landskrona.

**Dahlgren, K. V. O. Ein Kreuzungsversuch mit *Capsella Heegeri* Solms.**  
Svensk Botanisk Tidskrift IX, 1915, S. 397—400.

Der Verf. hat eine aus dem Botanischen Garten von Upsala erhaltene *Capsella Heegeri*-Pflanze im Sommer 1912 mit dem Pollen einer in der Nähe von Sala wildwachsenden normalfrüchtigen *Capsella bursa pastoris*-Form, wahrscheinlich *densa*, bestäubt. Da die Kastration schwierig ist, gaben viele der behandelten Blüten keine Frucht und die  $F_1$ -Generation bestand deswegen nur aus etwa 10 Individuen. Die  $F_2$ -Familien wurden nicht getrennt gehalten. Der größte Teil des Samenvorrats wurde im Frühsommer 1913 ausgesät, die Keimpflanzen wurden aber von Mäusen gefressen. Der kleinere Rest der Samen wurde im folgenden Jahre ausgesät und gab 88 Pflanzen, von denen 71 die normale Kapselform, 17 die Heegeri-Form besaßen. Das Verhältnis ist 4,18 : 1 und der Verf. behauptet hiermit erwiesen zu haben, daß die benutzte normalfrüchtige Rasse nur einen der beiden von Shull konstatierten Faktoren (C und D) für normale Kapselform besaß. Dies würde für die Theorie von Shull, daß die zweifaktorischen *Capsella*-Rassen aus den einfaktorischen entstanden seien, und daß also die älteren Rassen einfaktorig sein sollten, von Bedeutung sein.

Es scheint aber den Ref., daß der Verf. keinen sicheren Beweis für seine Behauptung, daß die Rasse von Sala eine einfaktorige sei, liefert hat. Erstens hat er nur eine einzige Pflanze untersucht und wenn auch diese als einfaktorig erwiesen worden wäre, würde man deswegen nicht wissen können, ob die ganze Rasse es wäre. Man müßte mehrere Pflanzen untersuchen. Denn wenn im Gegenteil zur Annahme von Shull die einfaktorischen Pflanzen aus den zweifaktorischen entstanden wären, würde man in einigen Rassen ein Gemisch von den beiden Sorten erwarten, was ja der Rasse äußerlich nicht anzusehen sein würde. Zweitens hat der Verf., nach der Ansicht des Ref., auch nicht bewiesen, daß die benutzte Pflanze einfaktorig war. Da er die Nachkommenschaften der  $F_1$ -Pflanzen nicht getrennt gehalten hat, ist es sehr wohl möglich, daß die Vaterpflanze zweifaktorig aber in einem Faktor heterozygotisch war, also die Konstitution CcDD oder CCdD hatte. Wenn einige  $F_2$ -Familien Spaltung nach 15 : 1, andere solche nach

3 : 1 zeigten, würde man tatsächlich ein Verhältnis erhalten können, das sich dem gefundenen nähert. Es ist aber zu bemerken, daß auch Shull zu viel von normalfrüchtigen Pflanzen erhielt. Wegen der Theorie von Shull würde es von großem Interesse sein, wenn die Versuche mit mehreren *Bursa pastoris*-Pflanzen aus der Gegend von Sala wiederholt werden könnten.

H. Rasmuson, Hillesög, Landskrona.

**Correns, C., 1916. Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten.** Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin XX, 1916, S. 448—477.

In der Gattung *Cirsium* ist die Geschlechtsverteilung sehr verschiedenartig. Der Verf. hat sich die Aufgabe gestellt, einmal diese Verhältnisse für eine größere Anzahl von Spezies festzustellen, und zweitens über die Art ihrer Vererbung bezw. der Geschlechtsbestimmung auf experimentellem Wege Auskunft zu erhalten.

Es lassen sich im wesentlichen drei Typen der Geschlechtsverteilung auf die einzelnen Individuen unterscheiden: zwittrige Formen (wie *C. Eriothale*), diöcische Formen und solche, die neben zwittrigen auch rein weibliche Pflanzen haben, also gynodiöcische Formen; hierher gehören *C. oleraceum* und *C. palustre*.

a) *C. arvense*, mit dem die Hauptexperimente ausgeführt sind, schließt sich der zweiten Gruppe an, ist aber nicht rein diöcisch, sondern, wie der Verf. das ausdrückt: subdiöcisch; es gibt nämlich einmal rein weibliche Stöcke, und zweitens solche, die morphologisch Zwitter sind, physiologisch aber Männchen. Nur ausnahmsweise setzen diese Blüten Früchtchen an, daher nennt der Verf. sie subandrogäisch; *C. arvense* ist somit nicht rein diöcisch, sondern subdiöcisch.

Die Versuche gingen zunächst darauf hinaus, festzustellen, wie stark der Ansatz dieser „männlichen“ Früchtchen ist. Es zeigte sich, daß die Zahl sehr schwankt, aber für die einzelnen Sippen je in kleineren Grenzen, so daß die mehr oder minder stark ausgeprägte Fruchtbarkeit der sonst physiologisch rein männlichen Köpfchen als ein Sippenmerkmal anzusehen ist.

Die Früchtchen waren nicht apogam entstanden, sondern auf geschlechtlichem Wege; das geht deutlich daraus hervor, daß nach Kastration gar keine Früchtchen gebildet wurden; vor allem aber daraus, daß ihre Nachkommenschaft eine deutliche Spaltung (Eigenschaften des *C. oleraceum*) zeigte.

Was nun die Geschlechtsbestimmung betrifft, so führten die Versuche zu dem Ergebnis, daß *Cirsium arvense* demselben Typus angehört, den der Verf. für *Bryonia dioica* festgestellt hat, nämlich: die *arvense*-Weibchen sind homogametisch, bringen also Geschlechtszellen mit rein weiblicher Tendenz hervor; die *arvense* Männchen dagegen sind heterogametisch und zwar sowohl im Pollen als in den ausnahmsweise entwickelten Eizellen; d. h. die Hälfte der Pollenkörper hat weibliche, die Hälfte männliche Tendenz. Ebenfalls übereinstimmend mit *Bryonia* dominiert die männliche Tendenz über die weibliche. Es wäre also bei Selbstbestäubung zu erwarten, daß  $\frac{1}{4}$  der Nachkommenschaft weiblich ist, der Rest männlich und zwar  $\frac{1}{4}$  homozygot und  $\frac{2}{4}$  heterozygot männlich. Dem entsprach die Aussaat der von einer „männlichen“ Pflanze gewonnenen Früchtchen, die zur Hälfte bis zu  $\frac{1}{3}$  Weibchen, zum Rest Männchen brachten. Die gefundenen Zahlen sind erst klein, stehen aber nicht im Widerspruch zu der obigen Annahme.

Entsprechend der Kreuzung von *Bryonia dioica* mit der als Analysator verwendeten zwittrigen *Bryonia alba* wurden hier Kreuzungen von *C. arvense*

mit verschiedenen gynodiöcischen Arten, *C. oleraceum*, *C. palustre* u. a. vor- genommen. Dabei zeigte es sich, wieder in Übereinstimmung mit *Bryonia*, daß die getrenntgeschlechtliche Tendenz des *arvense*-Weibchens über die zwittrige des Gynodiöcisten dominiert; von den 64 Bastarden aus der Kreuzung *C. arvense*  $\times$  *oleraceum*, gewonnen aus freier Bestäubung nebeneinander wachsender Pflanzen waren 50 zur Blüte gekommen; alle waren weiblich. Künstliche Befruchtung ergab nur einen Bastard, aus der Kreuzung *C. palustre* ♀  $\times$  *arvense* ♂; dieser war männlich — was der obigen Voraussetzung — *arvense* ♂ = heterogametisch — nicht widerspricht.

b) Einen zweiten Typus der Geschlechtsvererbung vertritt das gynodiöcische *C. oleraceum*, das zwittrige, weibliche und gynomonoöcische Stöcke besitzt. Die Weibchen geben in ihrer Deszendenz nur Weibchen (im Versuch 22 Kinder und 131 Enkel); es wird also die abweichende Geschlechts- tendenz des von einer zweiten Pflanze stammenden Pollens dauernd ausgeschaltet. Dieser Typus ist bereits bekannt bei *Satureja hortensis*. Die Zwitter geben nur Zwitter; die gynomonoöcischen Stöcke dagegen neben ihresgleichen eine auffallend große Zahl von Weibchen.

c) Einen dritten Typus stellt das gleichfalls gynodiöcische *C. palustre* dar, das vom vorigen in verschiedenen Punkten abweicht. Die Weibchen bringen nämlich neben ihresgleichen auch noch Zwitter hervor und zwar in ziemlich großer Zahl; die Gynomonoöcisten dagegen fast nur ihresgleichen (daneben nur vereinzelte Weibchen und Zwitter). Die Zwitter endlich bringen neben gynomonoöcischen Stöcken ziemlich viel Weibchen hervor.

Aus diesen verschiedenen Typen konstruiert der Verf. eine fort- schreitende Reihe, die er als den Ausdruck der phylogenetischen Entwick- lung ansieht.

Bei dem *oleraceum*-Typus geben die gynodiöcischen Weibchen immer nur Weibchen, d. h. die weibliche Tendenz bleibt durch den Pollen un- verändert.

Bei dem *palustre*-Typus ist die weibliche Tendenz nicht mehr so stark; sie wird durch den Zwitterpollen in Zwitter verwandelt und zwar in etwa der Hälfte der Fälle. Voraussetzung hierfür ist, daß ein Teil der männlichen Keimzellen des Zwittern weibliche Tendenz bekommen, ein Teil die zwittrige behalten hat. Der erste Teil dieser Keimzellen gibt mit dem *palustre*-Weibchen wieder Weibchen; der zweite Teil dagegen ruft die Zwitter unter den Nachkommen der Weibchen hervor.

Ebenso ist bei dem *arvense*-Typus die weibliche Tendenz abgeschwächt. Denkt man sich nun bei *C. arvense* — und bei den übrigen getrenntgeschlechtlichen höheren Pflanzen — die zwittrige Tendenz in die männliche um- gewandelt, so müssen in der Nachkommenschaft Weibchen und Männchen auftreten und damit ist der Typus der getrenntgeschlechtlichen höheren Pflanzen erreicht.

So führen die zwei bei der Gattung *Cirsium* vorkommenden Typen von Gynodiöcie stufenweise zu völliger Diöcie.

Die Arbeit bringt im einzelnen noch viel Beobachtungsmaterial, auch noch über eine Reihe anderer *Cirsium*-Arten. E. Schiemann.

**Tischler, G. Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzen- reiche.** Progressus Rei Botanicae, Bd. 5, S. 164—284, Jena 1915.

Über die pflanzlichen Chromosomen, ihre Zahl, Individualität, Gestalt und Zusammensetzung liegt zurzeit eine sehr umfangreiche Literatur vor.

Eine zusammenfassende Übersicht der Resultate der diesbezüglichen Arbeiten ist daher sehr erwünscht, insbesondere für diejenigen, die selbst nicht Zytologen sind, aber dennoch, wie vor allem die Erblichkeitsforscher, mehr oder weniger direkt mit diesen Fragen in Berührung kommen. Über die Reduktionsteilungsprozesse haben wir schon Zusammenstellungen von Strasburger, Grégoire, Godlewski und Haecker. Eine einigermaßen vollständige Übersicht der in den Pflanzen vorkommenden Chromosomenzahlen fehlt aber bis jetzt. Die Chromosomenzahl und dergl. Fragen spielen doch eine nicht unwichtige Rolle in den Diskussionen über Vererbungsfragen. Eine gleichzeitig biologisch-statistische und zytologische Erblichkeitsanalyse wird wohl jetzt schon in manchen Fällen zum richtigen Verständnis der verwickelten Spaltungerscheinungen vieler Bastarde beitragen können.

Die vorliegende, sehr wichtige Arbeit von Tischler ist daher mit Freude zu begrüßen, umso mehr als derselben eine sehr umfangreiche und kritische Literaturbehandlung zugrunde liegt.

Verf. hat zuerst die Chromosomenzahlen von über 700 Spezies in einer Liste systematisch nach den Familien geordnet. Es ist klar, daß die Angaben über eventuelle Chromosomenzahlen oft sehr unsicher sind, und Verf. hat sich daher in verdienstvoller Weise bemüht, die vorliegenden Angaben möglichst kritisch zu untersuchen und die sicher falschen Zählungen ausgeschlossen. Das Literaturverzeichnis beläuft sich auf mehr als 500 Arbeiten, wo die Angaben über Chromosomenzahl nachgesucht sind.

Wenn man so die Liste überblickt, um etwaigen Gesetzmäßigkeiten der Chromosomenzahlen nachzuspüren, so muß allerdings zugegeben werden, daß die Resultate nicht allzu erfreulich sind. Weitgehende phylogenetische Spekulationen auf Grund der Chromosomenuntersuchungen sind jedenfalls noch allzu früh. Für die Gattungen und kleineren Speziesgruppen liegt die Sache doch besser. In sehr vielen Gattungen unterscheiden sich die Arten in der Chromosomenzahl, und dabei läßt sich oft eine Grundzahl und Multipeln davon unterscheiden (vergl. auch Winge<sup>1)</sup>). Die Gymnospermen zeigen vielfach die Zahl 12 bei den verschiedensten Gattungen, während die Liliifloren und vor allem die Kompositen sehr verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen, was vielleicht darauf hindeutet, daß sie sich „gegenwärtig in einer ‚Periode der Ausbildung‘ befinden“. Eine nicht geringe Zahl von Gattungen wurde aufgerechnet, wo die Arten verschiedene Chromosomenzahlen besitzen, und hier könnte wohl Zytologie und exakte Erblichkeitsforschung in wechselseitiger Berührung wichtige Resultate erlangen. Allerdings versagt oft eine Bastardvereinigung der beiden an Chromosomen verschiedenen Eltern oder die  $F_1$ -Generation bleibt steril. Weitere Versuche sind doch nötig und es gibt schon Fälle, wo auch solche Bastarde in gewissem Grad fertil sind. Und die Erzeugung von Individuen mit einer „charakteristischen“ Chromosomenzahl ist, wie Verf. betont, eines der Ziele der Hybridenzytologie. Ob ein Zusammenhang zwischen den spezifischen Chromosomenzahlen und den Unterschieden in den äußeren Merkmalen besteht, ist eine Frage von weitgehendem Interesse. Die Arbeiten von Gates, Lutz und Geerts über *Oenothera* und vor allem E. und E. Marchal über die Herstellung von bivalenten und tetravalenten Moosrassen versprechen sehr viel für dergleichen experimentelle Untersuchungen.

Verf. weist auch auf die Bedeutung der Chromosomenforschung für die vergleichende äußere Morphologie hin; die Arbeiten von Haecker und

<sup>1)</sup> Vergl. diese Zeitschrift Bd. XIX, S. 126.

seine Schule deuten darauf hin, daß den veränderten Chromosomenzahlen in nahe verwandten Spezies eine „tiefere Bedeutung“ zukommen kann.

Besonders eingehend hat Verf. die sehr ablehnende Kritik von Della Valle gegen die Konstanz der Chromosomenzahl berücksichtigt und an der Hand der botanischen Erfahrungen eine Durchnahme der einzelnen Punkte vorgenommen; wir können mit vollem Recht der Meinung Nemeés beitreten, daß es in der ganzen Biologie nichts Analoges gibt, „wo sich die Abnahme eines Teils oder die Zugabe anderer Teile so genau und sicher durch zahlreiche Generationen erhalten, vererben würde, wie die Chromosomenzahl“. Die Ausnahmen lassen sich noch überall aufklären. Auch die Angabe eines Forschers für *Empetrum*, daß in den Pollenmutterzellen 30, in den Embryosackmutterzellen 7—8 Chromosomen auftreten, die „noch ganz isoliert steht“ und auf eine Art Sammelchromosomen hindeuten könnte, beruht, wie Ref. sich selber überzeugen konnte, auf einer fehlerhaften Zählung der Kernplatten: auch in den Embryosäcken treten „ca. 30“ Chromosomen auf. Also um „die gewünschte Regel der Zahlenkonstanz abzuleiten“, brauchen wir nicht, wie Della Valle behauptet, eine überaus große Zahl von Hilfs-hypothesen; eine eingehende Prüfung der einzelnen Fälle lassen auch die Ausnahmen, wie Verf. klar darlegt, sich in natürlicher Weise erklären.

In einem zweiten und dritten Kapitel behandelt Verf. die Frage von der Chromosomenform und -Individualität; da aber diese Fragen hauptsächlich rein zytologisches Interesse beanspruchen, so wird darauf hier nicht näher eingegangen. Hier interessiert speziell die Frage nach einer eventuellen Beeinflussung der Chromosomen in den heterotypen Prophasen, eine Frage, die zum Ausgangspunkte für die Verknüpfung der Zytologie mit der Mendelforschung geworden ist. Verf. diskutiert des näheren diese wichtigen Fragen, wo die Meinungen der Zytologen sehr auseinander gehen; selbst neigt er zur Auffassung von einer zeitweisen Verschmelzung und Beeinflussung der Chromosomen, wenn auch die positiven Daten dafür noch fehlen. Eingehend wird die „qualitative Verschiedenheit“ der Chromosomen, die Bedeutung „eines vollen Satzes“ eines Elters für die Fertilität der Bastardgenerationen und dergl. Fragen diskutiert; wovon doch auf die interessanten und wichtigen Auseinandersetzungen des Verf.s hingewiesen werden muß.

O. Rosenberg.

**Gildemeister, E., 1916. Über Variationserscheinungen des Typhusbazillus, die bereits bei seiner Isolierung aus dem infizierten Organismus auftreten.** Centralbl. Bakt. u. Paras. kunde 1. Abt. Orig. 78, S. 209—225, 10 Fig.

**Gildemeister, E., 1917. Über Variabilitäterscheinungen bei Bact. coli.** Centralbl. Bakt. u. Paras. kunde 1. Abt. Orig. 79, S. 49—62, 24 Fig.

**Klinger, R. und Schoch, H., 1916. Zur Frage der Umwandlungsfähigkeit der Diphtheriebazillen.** Centralbl. Bakt. u. Paras. kunde 1. Abt. Orig. 78, S. 292—302, 1 Taf.

1. Von Baerthlein wurde zuerst die Beobachtung gemacht, daß Cholera-vibrionen bereits bei ihrer Isolierung aus dem Organismus in verschiedenartigen Kolonien auftreten. Die gleiche Erscheinung zeigten Ruhrbazillen. Der Verf. hat bei Paratyphus B vier verschiedene Koloniearten beobachtet und bringt hier eine große Anzahl von Beispielen für Typhus. Darin sieht er eine Bestätigung für Bails Anschauung, daß die bei einer Bakterienart auftretenden atypischen Kolonien „lediglich Entfaltungen der in der Natur der betreffenden Art begründeten Veränderlichkeitsbreite“ sind.

2. In der zweiten Arbeit ist die gleiche Vielförmigkeit für Coli nachgewiesen. Ihrem weiteren Verhalten nach handelt es sich hier aber um zwei wesentlich voneinander verschiedene Typen. Erstens solche, die bei Weiterzucht konstant sind — es sind dies drei Hauptformen; zweitens solche, die Haupt-, Neben-, Zwischenformen und keilförmige Kolonien abspalten, die alle labil sind und beständig ineinander umschlagen. Der Verf. bezeichnet sie als „Flatterformen“; der Begriff dürfte sich mit dem der beständig umschlagenden und gleichzeitig beständig spaltenden Sippen Eisenbergs decken.

3. Klinger und Schoch berichten über die Umwandlung von Diphtheriebazillen in Diphtheroide im menschlichen Körper. Besonders bei einem Säugling konnte die Umwandlung virulenter in avirulente Formen nachgewiesen werden, wobei nicht die üblichen diphtheroiden Formen gefunden wurden, sondern solche, die morphologisch den Diphtheriebazillen glichen.

Andere Befunde zeigten entweder Verlust des Toxinbildungsvermögens, während die anderen kulturellen und die morphologischen Eigenschaften erhalten bleiben, oder Verlust der Virulenz und der kulturellen Eigenschaften unter Erhaltung der morphologischen Eigenschaften. E. Schiemann.

**Stroevers, Alb. W. Das Auftreten und die Vererbung von Mehrlingsgebürteten beim Vollblutpferde.** Berlin, August Rehr, 1917, 8°, 21 S., 18 Taf.

**Stroevers, Alb. W. Die Vererbung der Haarfarbe beim Vollblutpferde.** Berlin, August Rehr, 1917, 8°, 69 S., 3 Taf.

Die erste Arbeit bringt zunächst kurze Angaben über Drillingsgebürteten, dann statistische Angaben über Zwillinge gebürteten: Häufigkeit, Geschlechtsverhältnisse, Neigung zum Abortieren bei Mehrlingsschwangerschaften, Angaben über größere Sterblichkeit der Zwillinge, über häufigeres Auftreten von Mehrlingsschwangerschaften bei Erstgebärenden als bei späterer Gravidität.

Die Angaben über Vererbung der Anlagen zur Mehrlingsschwangerschaft beziehen sich fast nur auf Vererbung durch Stuten und bestehen aus einer größeren Anzahl von Abstammungsnachweisen aus an Mehrlingsgebürteten reichen Vollblutfamilien. Der Schluß: „Der Charakter der Mehrlingsgravität vererbt sich rezessiv“ kann jedoch damit nicht gebilligt werden. Der hier, wie allerdings leider auch in vielen anderen tierzüchterischen Arbeiten gewählte Ausweg, die Eigenschaft als rezessiv bewiesen nur deshalb anzusehen, weil eine Dominanz wegen des häufigen Überspringens mehrerer Generationen nicht vorliegen zu können scheint, macht sich die Sache zu leicht. Der Wert der Arbeit bleibt demnach auf das zusammengetragene umfangreiche Material beschränkt.

Dies gilt auch für die zweite Arbeit, die zahlreiches Material aus der Vollblutzucht bringt. Sie bestätigt in der Hauptsache — allerdings versteckt hinter einer viel zu verwickelten Buchstabenbezeichnung — die zuletzt vom Referenten (1912) über Pferdefarbenvererbung zusammengestellten Regeln, ohne sie zu erweitern. Walther, Gießen.

## **Neue Literatur<sup>1)</sup>.**

Unter Mitwirkung von

M. Daiber-Zürich, N. Heribert-Nilsson-Landskrona,  
L. Kießling-Weihenstephan, T. Tammes-Groningen

zusammengestellt von

E. Schiemann-Berlin, G. Steinmann-Bonn.

(Im Interesse möglichster Vollständigkeit der Literaturlisten richten wir an die Autoren einschlägiger Arbeiten die Bitte, an die Redaktion Sonderdrucke oder Hinweise einzusenden, vor allem von Arbeiten, welche an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht sind.)

---

### **I. Lehrbücher, zusammenfassende Darstellungen, Sammelreferate über Vererbungs- und Abstammungslehre. — Arbeiten von mehr theoretischem Inhalt über Vererbung und Artbildung.**

**Adloff, P.**, 1917. Das Problem der Entstehung der Zahnform. Einige kritische Bemerkungen zu der gleichnamigen Arbeit von Prof. Dr. Aichel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1916. S. 1—16.

**Almqvist, E.**, 1917. Linnés Vererbungsforschungen. Englers Bot. Jahrb. f. Syst. usw. **55**. S. 1—18.

**Anonymous**, 1917. Die Abstammung des Menschen. Mitteleuropa als Kulturbegriff. Heft 11/12. S. 324—329.

**Arldt, Th.**, 1917. Zur Stammesgeschichte der Halbaffen und Menschenaffen. Die Naturwissenschaften. **5**. S. 39—41.

**Baltzer, F.**, 1917. Über die Entwicklung und Vererbung bei Bastarden. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Zürich. 99. Jahresvers. II. Teil Vorträge. S. 1—15.

**Barfurth, D.**, 1914. Hyperdactylie der Hühner und Mendelsche Regeln. Verh. anat. Ges. 28. Vers. S. 198—204.

**Bateson, W.**, 1916. Heredity. Ann. Rep. Smithsonian Inst. 1915. S. 359—394.

---

<sup>1)</sup> Die Zusammenstellung der paläontologischen Literatur erscheint in der nächsten Liste.

**Battandier, S. A.**, 1914. Le milieu agent modificateur des espèces. Bull. Soc. Hist. nat. Afrique Nord. Année 6. S. 32—36.

**Baur, E.**, 1917. Physiologie der Fortpflanzung im Pflanzenreich. In: Physiologie und Ökologie. Kultur der Gegenwart III. Teil, IV. Abt., III. Band. Leipzig und Berlin, Teubner. S. 281—329. 119 Textf.

**Beijerinck, M. W.**, 1917. De enzym-theorie van de erfelijkheid. Versl. Kon. Akad. Wet. Amsterdam. **25**. S. 1231—1245.

**Blanchon, H. L. A.**, 1914. La couleur des yeux chez l'homme et les lois de Mendel. Cosmos, Paris N. Sér. **70**. S. 185—186.

**Braun, H.**, 1917. Die Umwandlungen der Krankheitserreger im Organismus. Therap. Monatshefte. Heft 1.

**Bretschneider, Fr.**, 1917. Zur mathematischen Behandlung des Inzuchtgrades. Nat. Wochenschr. **16**. S. 225—229.

**Bruce, A. B.**, 1917. Inbreeding. Journ. Genetics. **6**. S. 195—200.

**Bumüller, J.**, 1914. Die Urzeit des Menschen. Cöln. 307 S.

**Cook, O. F.**, 1914. Reticular heredity. Journ. Heredity. **5**. S. 341—347.

**Cook, O. F.**, 1914. Terms relating to generic types. Am. Naturalist. **48**. S. 308—314.

**Copeland, E. B.**, 1916. Natural selection and the dispersal of species. Philippine Journ. Sciences C. Bot. **11**. S. 147—170.

**Coulter, J. M.**, 1915. Evolution, heredity and eugenics. Bloomington, Ill., School Science Series. Nr. 5.

**Coulter, J. M.**, 1916. Inheritance through spores. Proc. Am. Phil. Soc. **55**. S. 344—347.

**Cuénot, L.**, 1914. Niphargus, étude sur l'effet du non-usage. Biol. Paris. **4**. S. 169—173.

**Czepa, A.**, 1914. Schutzfärbung und Mimikry. Naturw. Wochenschrift N. F. **13**. S. 49—54, 65—70. 81—89.

**Damm, O.**, 1916. Chemische Forschung und Darwinismus. Die Natur. S. 72—73.

**Dechambre, P.**, 1914. Les lois de Mendel. Rec. Méd. vétér. Alfort. **91**. S. 19—26.

**Demole, V.**, 1914. Considérations biologiques sur l'hérédité dans les maladies mentales. Ann. méd. psychol. **72**. S. 417—431.

**Doncaster, L.**, 1914. The physiology of sex determination. Rep. 83 Meet. Brit. Assoc. Advanc. Sc. S. 671—672.

**Doodson, A. F.**, 1917. Relation of the mode, median and mean frequency curves. Biometrika. **11**. S. 425—429.

**East, E. M.**, 1917. The bearing of some general biological facts on bud-variation. Am. Naturalist. **51**. S. 129—143.

**East, E. M.**, 1917. The explanation of self-sterility. Journ. Heredity. **8**. S. 382—383.

**Enriques, P.**, 1914. Che cos' è una razza pura? Bios Genova. **2**. S. 201 bis 202.

**Ficalbi, E.**, 1914. Il Senese F. C. Marmocchi, evoluzionista predarwiniano e le sue vedute. Atti Soc. Ital. progr. Sc. 7. reun. Siena; Roma 1914. S. 473—483.

**Fischer, E.**, 1917. Der Speziesbegriff und die Frage der Spezies-Entstehung bei den parasitischen Pilzen. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 96. Jahrestvers. (1916). 21 S.

**Franz, V.**, 1917. Die Zeiträume der Phylogenetisierung. Biol. Centralbl. **37**. S. 148—155.

**Frost, H. B.**, 1917. The different meanings of the term „factor“ as affecting clearness in genetic discussion. Am. Naturalist. **51**. S. 244—250.

**Frost, H. B.**, 1917. A method of numbering plants in pedigree cultures. Am. Naturalist. **51**. S. 429—437.

**Gates, R. R.**, 1916. On the Mendelian interpretation of Oenothera crosses. Rhodora. **18**. S. 198—201.

**Gaupp, E.**, 1917. August Weismann. Sein Leben und sein Werk. G. Fischer, Jena. 297 S.

**Gobi, C.**, 1916. Entwurf zu einem phylogenetischen System des Pflanzenreichs (russisch). Petrograd. XIV + 63 pp. 8°. 5 Taf.

**Goldschmidt, R.**, 1916. Nochmals über die Merogonie der Oenothera-Bastarde. Genetics. **1**. S. 348—353.

**Goodspeed, T. H.** and **Clausen, R. E.**, 1917. Mendelian factor differences versus reaction system contrasts in heredity. Am. Naturalist. **51**. S. 31—46.

**Gulick, J. T.**, 1914. Isolation and selection allied in principle. Am. Naturalist. **48**. S. 63—64.

**Haagedoorn, A. C.** and **A. L.**, 1917. New light on blending and Mendelian inheritance. Am. Naturalist. **51**. S. 189—192.

**Haecker, V.**, 1917. Über eine entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **18**. S. 1—21.

**Haecker, V.**, 1917. Die Erblichkeit im Mannesstamm und der vaterrechtliche Familienbegriff. Jena, G. Fischer. Biol. Grenz- u. Tagesfragen. Heft 1. 32 S.

**Hahn, E.** Menschenrassen und Haustiereigenschaften. Zeitschr. f. Ethnologie. **47**. S. 248.

**Harris, J. A.**, 1917. On the applicability of Pearson's biserial  $r$  to the problem of asymmetry and fertility in the unilocular fruit. Genetics. **2**. S. 205—212. 1 Textf.

**Hart, D. B.**, 1914. A new route of inquiry as to the nature and establishment of the typical sex-ensemble in the Mammalia. Edinburg med. Jour. N. Ser. **13**. S. 12—37, 101—120, 158—159.

**Heikertinger, F.**, 1917. Das Scheinproblem von der Zweckmäßigkeit im Organischen. Biol. Centralbl. **37**. S. 333—352.

**Heinroth, P.**, 1917. Reflektorische Bewegungen der Vögel im Lichte der Stammesverwandtschaft. Die Naturwissenschaften. **6**. S. 746.

**Henson, V.**, 1914. Tod, Zeugung und Vererbung, unter besonderer Berücksichtigung der Meeresbewohner. Wissensch. Meeresunters., Abt. Kiel, N. F. **16**. S. 1—84.

**Heribert-Nilsson, N.**, 1917. Naturens ändamålsenlighet och olika artbildungsteoriers ställning till denna fråga. Stockholm, Albert Bonnier.

**Heron, D.**, 1914. An examination of some recent studies of the inheritance factor of insanity. Biometrika. **10**. S. 356—383.

**Hertwig, P.**, 1917. Beeinflussung der Geschlechtszellen und der Nachkommenschaft durch Bestrahlung mit radioaktiven Substanzen (Sammelreferat). *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgschl.* **17**. S. 254—261.

**Hertwig, R.**, 1917. Bemerkungen zu dem Aufsatz: Das Scheinproblem von der Zweckmäßigkeit im Organischen. *Biol. Centralbl.* **37**. S. 353—357.

**Hess, C. v.**, 1917. Über die Bedeutung bunter Farben bei Pflanzen und Tieren. *Die Naturwissenschaften.* **6**. S. 398—400.

**Hirschfeld, L.**, 1914. Vererbungsprobleme in der Immunitätsforschung. *Korresp.blatt Schweizer Ärzte.* **44**. S. 1457—1466.

**Hirschler, J.**, 1917. Über die theoretische Fassung des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch.* II. Abt. **89**. S. 243—278.

**Holmes, S.**, 1915. Are recessive characters due to loss? *Science N. S.* **42**. S. 300—303.

**Ihmels, C.**, 1916. Die Entstehung der organischen Natur nach Schelling, Darwin und Wundt. Untersuchungen über den Entwicklungsgedanken. Leipzig. 106 S. 8°.

**Isserlis, L.**, 1917. On the representation of statistical data. *Biometrika.* **11**. S. 418—425. 3 Textf.

**Jennings, H. S.**, 1916. Observed changes in hereditary characters in relation to evolution. *Journ. Washington Ac. Sc.* **8**. S. 281—301.

**Johannsen, W.**, 1918. Arvelighed i historisk og experimental belysning. København og Kristiania, Gyldendal. 294 S. 8°. 52 Textf.

**Johannsen, W.**, 1917. Falska analogier. Till svenska av Robert Larsson. Stockholm, Hugo Geber. 168 S. 8°.

**Johannsen, W.**, 1917. Die Vererbungslehre bei Aristoteles und Hippokrates im Lichte heutiger Forschung. *Die Naturwissenschaften.* **5**. S. 389—398. 1 Textf.

**Jones, D. F.**, 1917. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Proc. nat. Acad. Sc. U. S. A.* **3**. S. 310—312.

**Kajanus, B.**, 1917. Elementär ärftlighetslära. Stockholm, Nordstedt & Söner. 88 S. 8°.

**Kapteyn, J. C.**, 1916. Skewfrequency curves in Biology and Statistics. Recueil d. Trav. bot. Néerl. **13**. S. 105. 8 Taf.

**Kathariner, L.**, 1917. Die sekundären Geschlechtsmerkmale. *Die Naturwissenschaften.* **6**. S. 757—759.

**Kirk, H. B.**, 1914. The present aspect of some problems of heredity. Rep. 14. Med. Austral. Assoc. Adv. Sc. S. 253—266.

**Klebahnh, H.**, 1917. Über Spezialisierung und spezialisierte Formen im Bereich der Pilze. *Die Naturwissenschaften.* **5**. S. 543—550.

**Klempnauer-Allenstein**, 1917. Ein Beitrag zum augenblicklichen Stand der Frage nach der Stammesgeschichte des Pferdes. Süddeutsche Landwirtschaftliche Tierzucht. **12**. S. 286.

**Koch, A.**, 1914. Die modernen wissenschaftlichen Forschungen über die Entstehung und willkürliche Bestimmung des Geschlechts (Sammelreferat). *Naturw. Wochenschrift N. F.* **13**. S. 177—183.

**Kohlbrugge, J. H. T.**, 1914. J. B. de Lamarck und der Einfluß seiner Descendenztheorie von 1809—1859. Zeitschr. f. Morph. und Anthro-  
pologie. **18**. S. 191—206.

**Kohn, A.**, 1914. Synkainogenese. Arch. Entw. mech. Organ. **39**. S. 112  
bis 130.

**Kranichfeld, H.**, 1917. Die Einwände Heribert Nilssons gegen die Mutations-  
lehre von Hugo de Vries und sein Versuch, die bei der Oenothera  
Lamarckiana beobachteten Mutations- und Kreuzungsscheinungen auf  
den Mendelismus zurückzuführen. Biol. Centralbl. **37**. S. 61—98.

**Kříženecký, J.**, 1917. Versuch einer methodischen Bestimmung des Inzuchts-  
grades mittels mathematischer Methode. Nat. Wochenschr. N. F. **16**.  
S. 73—78.

**Kühn, O.**, 1917. Das Problem der Periodizität vom Standpunkte der Ver-  
erbungslehre. Verh. K. K. zool. bot. Ges. Wien. **67**. S. (187)—(189).

**Larsson, R.**, 1917. Arv och prägel. Stockholm, Albert Bonnier. 145 S. 8°.

**Laughlin, H.**, 1915. The  $F_1$  blend accompanied by genic purity. Am  
Naturalist. **49**. S. 741—751. 4 Textf.

**Leffmann, H.**, 1914. Heredity and environment. Science, N. S. **40**. S. 593  
bis 594.

**Lenz, F.**, 1914. Die sog. Vererbung erworbener Eigenschaften. Med. Klinik.  
**10**. S. 202—204, 244—247.

**Lenz, F.**, 1917. Überblick über die Rassenhygiene. Jahreskurse f. ärztl.  
Fortsbildung. S. 16—50.

**Lenz, F.**, 1917. Der Erhaltungsgrund der Myrmekophilie. Zeitschr. f. ind.  
Abst.- u. Vererbgsl. **18**. S. 44—46.

**Loeske, L.**, 1916. Über die Grenzen des Artbegriffs. Bryolog. Zeitschrift.  
**1**. S. 49—52.

**Longman, A. H.**, 1914. Radiogenesis in evolution. Proceed. R. Soc. Queens-  
land. **26**. S. 23—39.

**Lotsy, J. P.**, 1917. La quintessence de la théorie du croisement. Arch.  
Néerl. d. Sciences Exact. et Nat. Sér. III B, T. III. S. 351—353.

**Lotsy, J. P.**, 1917. Over Oenothera Lamarckiana als type van een nieuwe  
groep van organismen, die der Kern-chimères. Martinus Nyhoff,  
s'Gravenhage. 52 S. 2 Taf.

**Lotsy, J. P.**, 1917. Het verband tusschen onze opvatting omrent het  
ontstaan der soorten en wetenschappelijke teelt. Tijdschr. v. d. Vereen.  
tot Bevordering van Wetensch. Teelt. Meded. No. 7. 33 S. 2 Taf.  
12 Textf.

**Masoin, E.**, 1914. Études sur l'hérédité. I. communication. Bull. Acad.  
Méd. Belgique Ser. 4. T. 28. S. 135—146.

**Maurer, F.**, 1917. Die Beurteilung des biologischen Naturgeschehens und  
die Bedeutung der vergleichenden Morphologie. Rede zur Feier der  
akad. Preisverteilung Jena 1917. G. Fischer, Jena. 36 S.

**May, W.**, 1917. Ansichten über die Entstehung der Lebewesen. Leipzig.  
81 S.

**May, W.**, 1917. Lucrez und Darwin. Die Naturwissenschaften. **6**. S. 276  
bis 279.

**May, W.**, 1917. Antike Vererbungstheorien. *Nat. Wochenschr.* N. F. **16**. S. 9—10.

**May, W.**, 1917. Kant und Herder als Vorläufer Weismanns. *Nat. Wochenschr.* N. F. **16**. S. 223—224.

**Mendel, G.**, 1917. Versuche über Pflanzenhybriden. Anastatischer Neudruck. Berlin. 47 S. 8°.

**Mendel, G.**, 1917. Förslök med växtbastarder (ins Schwedische von Robert Larsson). Stockholm, Albert Bonnier. 100 S. 8°.

**Metcalf, H. M.**, 1914. Mutation. *Science*, N. S. **40**. S. 26.

**Meyer, S.**, 1914. Organische und geistige Entwicklung. *Dtsch. mediz. Wochenschr.* **40**. S. 965—967.

**Miller, A. A.**, 1914. Evolution by selection of mutations. *Science*, N. S. **40**. S. 636—637.

**Moore, C. W.**, 1917. Self-sterility. *Journ. Heredity*. 8. S. 203—207. 3 Textf.

**Morgan, T. H.**, 1917. Critique of the theory of evolution. Princeton, N. J. 8°.

**Naef, A.**, 1917. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. (Krit. Betracht. über d. sog. „biogenet. Grundgesetz“.) G. Fischer, Jena. 77 S.

**Oehlkers, F.**, 1917. Beitrag zur Geschichte und Kritik des Lamarckismus in der Botanik. *Diss. München*. 77 S.

**Patten, W.**, 1916. Cooperation as a factor in evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.* **55**. S. 503—532.

**Pearce, M.**, 1917. Hereditary characters in relation to evolution. *Nature*. **100**. S. 196—198, 213—216.

**Pearl, R.**, 1916. Coefficients of inbreeding. 31. *Ann. Rep. Maine Agr. Exp. St. Bull.* **243**. S. 225—248. 5 Textf.

**Pearl, R.**, 1917. The probable error of a Mendelian class frequency. *Am. Naturalist*. **51**. S. 144—156.

**Pearl, R.**, 1917. Studies on inbreeding VII. Some further considerations regarding the measurement and numerical expression of degrees of kinship. *Am. Naturalist*. **51**. S. 545—559.

**Pearson, K.**, 1917. The probable error of a Mendelian class frequency. *Biometrika*. **11**. S. 429—432.

**Pirotta, R.**, 1917. L'origine di nuove specie secondo la teoria dell' incrocio. *Scientia*. **21**.

**Pitseh, O.**, 1916. De strijd om het bestaan in het proces der evolutie van de levende organismen. Med. R. H. L., T. en B. School Wageningen. **10**. S. 163—281.

**Pritchard, F. J.**, 1916. The use of checks and repeated plantings in varietal tests. *Journ. Am. Soc. Agron.* 8. S. 65—81.

**Przibram, H.**, 1914. Experimental-Zoologie. Eine Zusammenstellung der durch Versuche ermittelten Gesetzmäßigkeiten tierischer Formen und Vorrichtungen. 5. Funktion (Auserbung, Wechselwirkung, Anpassung). Wien. 162 S.

**Rabaud, E.**, 1914. La télégone. *Biologica Paris*. **4**. S. 129—138.

**Renner, O.**, 1917. Artbastarde und Bastardarten in der Gattung Oenothera. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **35** 1. Generalversammlungsheft. S. (21)—(26).

**Ridley, H. N.**, 1916. On endemism and the mutation theory. Ann. Botany. **30**. S. 551—574.

**Roemer, Th.**, 1917. Über die sog. „Korrelationen“. Blätter für Zuckerrübenbau. **24**.

**Satterthwaite, T. E.**, 1914. Some problems of genetics. Med. Record New York. **86**. S. 141—145.

**Saunders, E. R.**, 1916. On an early mention of the double wallflower (*Cheiranthus cheiri*). Journ. roy. hort. Soc. **42**. S. 27—34.

**Schallmeyer, W.**, 1917. Einführung in die Rassenhygiene. Ergebnisse d. Hygiene, Bakteriologie, Immunitätsforsch. u. exper. Therapie. **2**. S. 433 bis 532.

**Schaxel, J.**, 1917. Mechanismus, Vitalismus und kritische Biologie. Biol. Centralbl. **37**. S. 188—196.

**Schiemann, E.**, 1917. Ergebnisse der Bastardierungsversuche bei Gerste. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde, Berlin. S. 385—403.

**Scott, W. B.**, 1917. The theory of evolution. With special reference to the evidence upon which it is founded. New York. 8°.

**Shull, A. F.**, 1916. Cytoplasm and heredity. Ohio Journ. Sciences. **17**. S. 1—8.

**Shull, A. F.**, 1917. The method of evolution from the viewpoint of a geneticist. Am. Naturalist. **51**. S. 361—369.

**Siemens, H. W.**, 1917. Biologische Terminologie und rassenhygienische Propaganda. Arch. Rass. Ges.biologie. **12**. S. 257—267.

**Sirkis, M. J.**, 1917. Stérilité, auto-inconceptibilité et différentiation sexuelle physiologique. Arch. néerlandais Sc. ex. et nat. Ser. III B. **3**. S. 205 bis 234.

**Sirkis, M.**, 1916. Die Bedeutung des Jahres 1865 für die Descendenzlehre. Naturw. Wochenschr., S. 681—692.

**Slotopolsky, B.**, 1917. Die Begriffe der Cytometagenesis und der geschlechtlichen Fortpflanzung und ihre Anwendung in der Biologie. Biol. Centralbl. **37**. S. 277—282.

**Sonnenberger, M.**, 1917. Die Hauptlehren der Vererbungswissenschaft und die Ausgestaltung der Darywinschen Selektionstheorie. Würzburg. 62 S. 8°. 9 Textf.

**Standfuß, M.**, 1914. Einige Andeutungen bezüglich der Bedeutung, sowie über Verlauf und Ursachen der Herausgestaltung des sexuellen Färbungs-Dimorphismus bei den Lepidopteren. Mitt. schweizer. entomol. Ges. **12**. S. 99—113.

**Stark, P.**, 1917. Die Flora der Eiszeit und ihre Spuren in der Gegenwart. Die Naturwissenschaften. **5**. S. 199—202, 224—230.

**Stomps, T. J.**, 1917. Über die verschiedenen Zustände der Pangene. Biol. Centralbl. **37**. S. 161—176. 4 Textf.

**Thomson, J. A.**, 1916. Originative factors in evolution. Journ. R. Micr. Soc. S. 437—450.

**Vries, H. de**, 1917. Über monohybride Mutationen. Biol. Centralbl. S. 139 bis 147.

**Vries, H. de**, 1917. Halbmutanten und Zwillingbastarde. Ber. dtsch. bot. Ges. **35**. S. 128—135.

**Waller, A. E.**, 1917. A method for determining the percentage of self-pollination in maize. *Journ. Am. Soc. Agron.* **9**. S. 35—37.

**Waller, A. E.**, 1917. Xenia and other influences following fertilization. *Ohio Journ. Sc.* **17**. S. 273—284.

**Weiß, F. E.**, 1916. Graft hybrids. *Trans. Manchester Micr. Soc.* S. 31—41.

**Wheldale, M.** 1917. The Anthocyan Pigments of Plants. Cambridge. 8<sup>o</sup>. Ill.

**White, O. E.**, 1916. Variation, environment and the laws of heredity. *Brooklyn Bot. Gard. Leaflets.* **49**. S. 1—9.

**Willis, J. C.**, 1916. Further deductions from the figures of rarity of the Ceylon flora. *Rep. 85. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Manchester 1915. London.* S. 726.

**Wright, S.**, 1917. On the probable error of Mendelian class frequencies. *Am. Naturalist.* **51**. S. 373—375.

**Zederbauer, E.**, 1917. Alter, Vererbung und Fruchtbarkeit. *Verh. K. u. K. zool. bot. Ges. Wien.* **67**. S. (81)—(87).

## II. Experimentelle Arbeiten und Beobachtungen über Vererbung, Variabilität, Bastardierung und Artbildung.

### a) Pflanzen.

**Altenburg, E.**, 1916. Linkage in *Primula sinensis*. *Genetics.* **1**. S. 354—366.

**Ammon, W.**, 1916. Eine neue Abart der Weißtanne. *Schweiz. Ztschr. Forstwesen.* **67**. S. 163—165.

**Atkinson, G. F.**, 1917. Quadruple hybrids in the  $F_1$  generation from *Oenothera nutans* and *O. pycnocarpa*, with the  $F_2$  generations and back- and inter-crosses. *Genetics.* **2**. S. 213—260. Ill.

**Babcock, E. B.**, 1916. Studies in *Juglans* II. Further observations on the new variety of *Juglans californica* Watson and on certain supposed walnut-oak hybrids. *Univ. California Publ.* S. 47—90. 7 Taf.

**Bach, S.**, 1917. Zur Pollenbiologie von Raps und Rübsen. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung.* **5**. S. 337—345.

**Baco, F.**, 1916. Variations d'un hybride sexuel de vigne par sa greffe sur l'un de ses procréateurs. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **158**. S. 712—714.

**Barrott, K.**, 1916. A note on an abnormality in the stem of *Helianthus annuus*. *Ann. Bot.* **30**. S. 481—484.

**Bateson, W.**, 1917. Root-Cuttings, chimaeras and sports. *Journ. Genetics.* **6**. S. 75—80. 1 Taf.

**Blackhouse, W. O.**, 1917. Note on the inheritance of „crossability“. *Journ. Genetics.* **6**. S. 91—94.

**Blakeslee, A. F.**, 1916. Inheritable variations in the yellow daisy (*Rudbeckia hirta*). *Mem. N. York Bot. Gard.* **6**. S. 89.

**Bogsch, S.**, 1916. Fasciationsfälle an Ästen von *Daphne arbuscula*. *Bot. Museumshefte.* **2**. S. 5—7.

**Bolotoff, W.**, 1915. Untersuchungen von vier Zuckerrübenlinien in Rußland. *Journ. Opitnoi Agron. Petersburg.* **16**. S. 106—117.

**Bornmüller, J.**, 1916. Über Bastardformen von *Dentaria digitata*  $\times$  *pinnata* (*D. digenea* Gremli). Mitt. Thür. bot. Ver. N. F. **33**. S. 69—70.

**Bryan, M. M.**, 1917. A spurless variety of *Habenaria psycodes* (L.) Sw. Ann. Missouri bot. Gard. **4**. S. 37—42. 1 Taf.

**Cockerell, T. D. A.**, 1917. Adult characters in sunflower seedlings. Journ. Heredity. **8**. S. 361—362. 1 Textf.

**Cockerell, T. D. A.**, 1916. A new hybrid Columbine. Bot. Gaz. **62**. S. 413 bis 414.

**Collins, G. N.**, 1917. Hybrids of *Zea ramosa* and *Zea tunicata*. Journ. Agric. Research. **9**. S. 383—395. 9 Taf.

**Collins, G. N.**, 1917. Hybrids of *Zea tunicata* and *Z. ramosa*. Proc. nation. Ac. Sc. U. S. A. **3**. S. 345—349.

**Correns, C.**, 1917. Über das gemeinsame Vorkommen einer dominierenden und einer rezessiven Sippe im Freien (kurze Anzeige). Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin. S. 245.

**Correns, C.**, 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin math. phys. Kl. S. 685 bis 717.

**Corrie, L.**, 1916. Pollinating fruit trees. Journ. Heredity. **7**. S. 365—369. 1 Textf.

**Daniel, L.**, 1916. Cultures expérimentales au bord de la mer. C. R. Ac. Sc. Paris. **163**. S. 483.

**Daniel, L.**, 1917. Héritéité de l'abréviation du développement chez la Carotte et la Betterave cultivées. C. R. Ac. Sc. Paris. **165**. S. 1012—1014.

**Daniel, L.**, 1917. Influence de la greffe sur les produits d'adaptation des Cactées. C. R. Ac. Sc. Paris. **165**. S. 318—320.

**Davis, B. M.**, 1917. Some inter- and back-crosses of  $F_1$ -*Oenothera* hybrids. Genetics. **2**. S. 155—185. Ill.

**Detjen, L. R.**, 1917. Inheritance of sex in *Vitis rotundifolia*. Techn. bull. N. Carolina agr. Exp. St. **12**. 42 S. 4 Taf. 14 Textf.

**Drude, O.**, 1914. Erfahrungen bei Kreuzungsversuchen mit *Cucurbito Pepo*. Ber. dtsch. bot. Ges. **35** 1. Generalversammlungsheft. S. (26)—(57). 1 Taf. 3 Textf.

**East, E. M.**, 1916. Studies on size inheritance in *Nicotiana*. Genetics. **1**. S. 164—176.

**Emerson, R. A.**, 1916. Genetical studies in *Phaseolus vulgaris*. Bull. Agr. Exp. Stat. Nebraska. **7**. S. 3—73. 16 Textf.

**Emerson, R. A.**, 1917. Genetical studies of variegated pericarp in maize. Genetics. **2**. S. 1—35. 4 Textf.

**Ernst, A.**, 1917. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgslehre. **17**. S. 205—250.

**Feldmann, J.**, 1917. Über choleraähnliche Vibrionen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Mutationsvorgänge. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde, 1. Abt. Orig. **80**. S. 129—160.

**Fischer, E.**, 1917. Versuch über die Vererbung der Empfänglichkeit von Pflanzen für parasitische Pilze. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. **48**. S. 164—165.

**Frost, H.**, 1916. Mutation in *Matthiola annua*, a "Mendelising" species. Am. J. Botany. **3**. S. 377—384. 3 Textf.

**Fujii, K.** and **Kuwada, Y.**, 1916. On the composition of factorial formula for zygotes in the study of inheritance of seed characters of *Zea Mays L.* with notes on seed-pigments. Bot. Mag. Tokyo. **30**. S. 83—88.

**Gates, R. R.**, 1916. A new evening-primrose (*Oenothera Novae Scotiae*). Trans. nova scotian Inst. Sc. **14**. S. 141—145.

**Gates, R. R.**, 1917. Vegetative segregation in a hybrid race. Journ. Genetics. **6**. S. 237—253. 1 Taf.

**Gildemeister, E.**, 1917. Über Variabilitätserscheinungen bei *Bact. coli*. Weitere Mitteilungen über Variabilitätserscheinungen bei Bakterien, die bereits bei ihrer Isolierung aus dem Organismus zu beobachten sind. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde, 1. Abt. Orig. **79**. S. 49—62. 24 Textf.

**Goodspeed, T. H.** and **Ayres, A. H.**, 1916. On the partial sterility of *Nicotiana* hybrids made with *N. sylvestris* as a parent. II. Univ. California Publ. Bot. **5**. S. 273—292. 1 Taf.

**Goodspeed, T. H.** and **Clausen, R. E.**, 1917. The nature of the  $F_1$  species hybrids between *Nicotiana sylvestris* and varieties of *N. tabacum* with special reference to the conception of reaction system contrasts in heredity. Univ. California Publ. Bot. **5**. S. 301—346.

**Goodspeed, T. H.** and **Kendall, J. N.**, 1916. On the partial sterility of *Nicotiana* hybrids made with *N. sylvestris* as a parent. III. An account of the mode of floral abscission in the  $F_1$  species hybrids. Univ. California Publ. Bot. **5**. S. 293—299.

**Hagedorn-La Brand, A. C.** en **Hagedorn, A. L.**, 1916. Parthenogenese by hogere planten. Teysmannia. S. 643—656. 1 Taf.

**Hall, C. J. J. van**, 1915. De variabiliteit in productie bij cacaoboomen. Teysmannia. **26**. S. 423—427.

**Halsted, B. D.**, 1917. Degenerate plants. Journ. Heredity. **7**. S. 270—276. 2 Textf.

**Hance, R. T.**, 1917. An attempt to modify the germ-plasm of *Oenothera* through the germinating seed. Am. Naturalist. **51**. S. 567—572.

**Hans, A.**, 1916. An interesting hybrid. Am. Fern Journ. **6**. S. 37—39.

**Hansen, A. A.**, 1917. Natural dwarfing. Journ. Heredity. **8**. S. 160—162.

**Harland, S. C.**, 1916. On the genetics of crinkled dwarf rogues in Sea Island Cotton. Part I. W. Indian Bull. **16**. S. 82—84.

**Harris, J. A.**, 1916. Studies on correlation of morphological and physiological characters: the development of the primordial leaves in teratological bean seedlings. Genetics. **1**. S. 185—196.

**Harris, F. S.** and **Hogenson, J. C.**, 1916. Some correlations in sugar beets. Genetics. **1**. S. 334—347.

**Harris, J. A.**, 1917. Further studies on the relationship between asymmetry and fertility and fecundity in the unilocular fruit. Genetics. **2**. S. 186 bis 204. 1 Textf.

**Harris, J. A.**, 1917. Supplementary determinations of the relationship between the number of ovules per pod and fertility in *Phaseolus*. Genetics. **2**. S. 282—290. 2 Textf.

**Harris, J. A.**, 1917. Biometric studies on the somatic and genetic physiology of the sugar-beet. Am. Naturalist. **51**. S. 507—512.

**Hartmann, M.**, 1917. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung) der Phytomonadinen (Volvocales) II. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin math. phys. Kl. S. 760—776.

**Havas, G.**, 1917. Über gleichartige teratologische Fälle bei den Kleearten und anderen Pflanzen, ungarisch und deutsch. Botanikai Közlemények. Heft 1—3. S. 26—23 u. (7)—(11).

**Havas, G.**, 1916. Abnormitäten am Hanf *Cannabis sativa* L. var. *monophylla* (ungarisch mit deutschem Referat). Különtenyomat a Kisérletügyi Közlemények. **19**. S. 1—6. 8 Textf.

**Hayes, H. K.**, 1917. Inheritance of a mosaic pericarp pattern color of maize. Genetics. **2**. S. 261—281.

**Hector, G. P.**, 1916. Observations on the inheritance of anthocyan pigment in paddy varieties. Mem. Dep. Agric. India. Bot. Ser. **8**. S. 89—101.

**Heinricher, E.**, 1916. Über den Mangel einer durch innere Bedingungen bewirkten Ruheperiode bei dem Samen der Mistel (*Viscum album* L.), (kurzes Referat). Sitzungsber. Ak. Wiss. Wien math. nat. Kl. **124**, Abt. IIa, Heft 6.

**Henning, E.**, 1915. Beobachtungen über die Verzwerfung der Gerste und die Widerstandsfähigkeit einiger Gramineen gegen verschiedene Rost- und Brandpilze. Sveriges Uts. Tidskr. **20**. S. 130—137.

**Heribert-Nilsson, N.**, 1917. Versuche über den Viziniumus des Roggens mit einem pflanzlichen Indikator. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **5**. S. 89 bis 114. 10 Textf.

**Heribert-Nilsson, N.**, 1917. Eine Mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. dtsch. bot. Ges. **34**. S. 870—880.

**Higgins, D. F.**, 1916. A botanical paradox. Journ. Heredity. **7**. S. 306. 2 Textf.

**Hoar, C. S.**, 1916. Sterility as the result of hybridization and the condition of pollen in *Rubus*. Bot. Gaz. **62**. S. 370—388.

**Honing, J. A.**, 1917. Variability of segregation in the hybrid. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. **19**. S. 805—816.

**Höppner, H.**, 1917. *Orchigylum nadeni* Hahne m. = *Gymnadenia conopea* × (*Orchis incarnatus* × *maculatus*), ein neuer bigenerer Bastard vom Niederrhein. Abb. Ver. natw. Erforsch. Niederrheins. **2**. S. 51—55.

**Howard, A., Howard, G. L. C. and Khan, A. R.**, 1915. Some varieties of Indian gram (*Cicer arietinum* L.). Mem. Dep. Agric. India. Bot. Series. **7**. S. 213—235. 2 Taf. 2 Textf.

**Ikeno, S.**, 1916. Note sur les résultats de l'hybridation artificielle de quelques espèces du genre *Salix*. Bot. Mag. Tokyo. **30**. S. 316—320.

**Ikeno, S.**, 1917. Studies on the hybrids of *Capsicum annuum*. II. On some variegated races. Journ. Genetics. **6**. S. 201—229. 1 Taf. 2 Textf.

**Ikeno, S.**, 1917. A note to my paper on some variegated races of *Capsicum annuum*. Journ. Genetics. **6**. S. 315—316.

**Jacobson, H. O.**, 1916. Correlative characters of the rice plant. Philippine agr. Rev. **9**. S. 74—119 und Trop. Agric. **47**. S. 75—78.

**Joltkewitsch, V.**, 1916. Korrelationen zwischen der äusseren und inneren Morphologie und der Dauer der Wachstumsperiode bei einigen Varietäten von *Trifolium pratense* (russisch). *Zeitschr. f. exp. Landw.* **17**. S. 239—243.

**Kajanus, B.**, 1917. Über Bastardierungen zwischen *Brassica Napus* L. und *Brassica Rapa* L. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*. **5**. S. 265—323. 12 Textf.

**Kajanus, B.**, 1917. Über die Farbenvariation der Beta-Rüben. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*. **5**. S. 355—372.

**Kempton, J. H.**, 1917. Protective coloration in seeds of Bolivian maize. *Journ. Heredity*. **8**. S. 200—202. 1 Textf.

**Kenjiro und Yoshinari, K.**, 1916. Über die Zusammensetzung der Bastarde von *Zea Mays* L. in bezug auf den Bau des Endosperms. *Bot. Gaz.* **30**. S. 83—88.

**Kirchner, O. v.**, 1916. Untersuchungen über die Empfänglichkeit unserer Getreide für Brand und Rostkrankheiten. *Fühlings Landw. Ztg.* **65**. S. 93.

**Kirchner, O. v.**, 1916. Über die verschiedene Empfänglichkeit der Weizensorten für die Steinbrandkrankheit. *Zeitschr. f. Pflanzenkrankh.* **26**. S. 17—25.

**Kirchner, O. v.**, 1917. Die Disposition der Pflanzen für ansteckende Krankheiten. *Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württemberg*. **72**. S. XXIII bis XXXII.

**Klebs, G.**, 1917. Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. *Biol. Centralbl.* **37**. S. 373—415.

**Kraus, C.**, 1917. Untersuchungen über die Vererbungsverhältnisse bei Nachkommenschaften reiner Linien. *Fühlings Landw. Ztg.* **66**. S. 457—487.

**Küster, E.**, 1917. Die Verteilung des Anthocyans bei Coleusspielarten. *Flora N. F.* **10**. S. 1—33. 26 Textf.

**Lakon, G.**, 1916. Über die Empfänglichkeit von *Phaseolus vulgaris* L. und *Ph. multiflorus* Willd. für den Bohnenrost und andere Krankheiten. *Zeitschr. f. Pflanzenkrankh.* **16**. S. 83—97. 5 Textf.

**Lakon, G.**, 1917. Über die Bedingungen der Heterophyllie bei *Petroselinum sativum* Hoffm. *Flora N. F.* **10**. S. 34—51. 6 Textf.

**Lehmann, E.**, 1917. Vererbungsversuche mit *Veronica syriaca* Roem. et Schultes. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **18**. S. 611—619.

**Leighty, C. E.**, 1915. Natural wheat-rye hybrids. *Journ. Amer. Soc. Agron.* S. 209—216. 2 Taf.

**Lindstrom, E. W.**, 1917. Linkage in maize: aleurone and chlorophyll factors. *Am. Naturalist.* **51**. S. 225—237.

**Longley, W. H.**, 1917. The selection problem. *Am. Naturalist.* **51**. S. 251 bis 256.

**Lotsy, J. P.**, 1917. L'Oenothère de Lamarck. *Arch. Néerl. des Sciences Exactes et Natur.* Sér. III B, T. III. S. 324—350. 6 Taf.

**Love, H. H. and Fraser, A. C.**, 1917. The inheritance of the weak awn in certain *Avena* crosses. *Am. Naturalist.* **51**. S. 481—493.

**Lundberg, J.**, 1917. Färgförändringar hos potatisplantåns blommor (Farbenänderungen der Kartoffelblüte). Mit deutschem Resumé. *Sveriges Utsädesförenings Tidskrift*. **27**. S. 43—45.

**Lundberg, J. und Åkerman, Å.,** 1917. Jaktagelser rörande fröfärden hos avkomman av en spontan korsning mellan tvenne former av *Phaseolus vulgaris* (Beobachtungen über die Samenfarbe der Nachkommenschaft einer spontanen Kreuzung zweier Formen von *Phaseolus vulgaris*). Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **27.** S. 115—121.

**Lutz, M.,** 1917. Characters indicative of the number of somatic chromosomes present in *Oenothera* mutants and hybrids. Am. Naturalist. **51.** S. 375—377.

**Maiden, J. H.,** 1916. On *Brachychiton populneo-acerifolius* F. m.: the crimson-flowering Kurrajong. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. **41.** S. 180—184.

**Maiden, J. H.,** 1916. On a Eucalypt hybrid. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. **41.** S. 185—189.

**Malinowski, E.,** 1916. Über die durch Kreuzung hervorgerufene Vielförmigkeit beim Weizen (polnisch und deutsch). C. R. Soc. Sciences Varsovie. **9.** S. 733—756. 5 Taf. 5 Textf.

**Malinowski, E.,** 1916. Über das Auftauchen neuer Formen in der Nachkommenschaft von Bastarden (*Nicotiana atropurpurea* × *N. silvestris*) (polnisch mit englischem Resumé). Ber. Wissensch. Ges. Warschau. **9,** Abt. 8. S. 827—864. 1 Taf. 12 Textf.

**Malinowski, E.,** 1916. Bastardierungsversuche mit Petunien (polnisch mit deutschem Resumé). Ber. Wissensch. Ges. Warschau. **9,** Abt. 8. S. 865 bis 894.

**Malinowski, E.,** 1916. On the inheritance of some characters in the Radishes (polnisch und englisch). C. R. Soc. Sciences Varsovie. **9.** S. 757—776. 1 Taf.

**Mayer Gmelin, H.,** 1917. De kruising van roode ongebaarde Spelt met fluweelkaf-Essextarwe, een voorbeeld van Factoren-analyse. Cultura. **29.** S. 140—158. 2 Taf.

**Mayer, A.,** 1916. Abnormitäten, Varietäten und Bastarde unserer Ophrydeen. Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. **72.** S. 197—203. 1 Taf.

**McFadden, E. A.,** 1917. Wheat-rye hybrids. Journ. Heredity. **8.** S. 335. 1 Textf.

**Miyazawa, B.,** 1916. Über die mosaikartige Spaltung eines Gerstenbastards. Bot. Mag. Tokyo. **30.** S. 359—369. 4 Textf.

**Murbeck, Sv.,** 1916. En hos oss ånyo mistolkad ormbunkshybrid, *Asplenium Ruta muraria* × *septentrionale*. Bot. Notiser. S. 257—262.

**Murbeck, S.,** 1917. Det till *Asplenium germanicum* × *perseptentrionale* Rosendahl hörande autentiska materialet. Bot. Notiser. S. 81—82.

**Murr, J.,** 1915. Beiträge zur Flora von Vorarlberg und Liechtenstein X. *Teucrium Stellae*, eine neue Form der Komb. *T. montanum* L. × *aureum* Schreb. Allg. bot. Ztschr. f. System., Flora., Pflz.geogr. **21.** S. 118—121.

**Murr, J.,** 1915. *Teucrium Stellae* mh., eine Form der Komb. *T. montanum* L. × *aureum* Schreb. Mag. bot. Lap. **14.** S. 276—277. 1 Textf.

**Myers, C. E.,** 1916. Tomatoes above ground, potatoes underneath. Journ. Heredity. **7.** S. 530. 1 Textf.

**Nilsson-Ehle, H.,** 1916. Svalöfs Fylgiahvete. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **26.** S. 97—101.

**Nilsson-Ehle**, 1916. Pansarhvetet vid odling i stort i Skåne år 1915. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **26**. S. 102—105.

**Nilsson-Ehle**, H., 1916. Svalöfs Extra-Squarehead III. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **26**. S. 106—108.

**Nilsson-Ehle**, H., 1916. Svalöfs Solhvete II. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **26**. S. 110—112. 1 Taf.

**Nilsson-Ehle**, H., 1916. Svalöfs Klockhafre III. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **26**. S. 219—231. 2 Taf.

**Nilsson-Ehle**, H., 1916. Die Verbesserung der Schwarzhafersorten durch Auslese und Bastardierung in Schweden. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **26**. S. 219—231. 2 Textf.

**Nilsson-Ehle**, H., 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. Bot. Notiser. S. 305—328.

**Norton, J. B. S.**, 1916. Variation in *Tithymalopsis*. Mem. N. York bot. Gard. **6**. S. 455—459.

**Pellew, C.**, 1917. Types of segregation. Journ. Genetics. **6**. S. 317—339. 1 Taf.

**Poter, B.**, 1917. Bericht über das Arzneipflanzenversuchsfeld der landwirtschaftlichen Akademie in Kolozsvár. Heft II. 78 S. 17 Textf.

**Prell, H.**, 1917. Die Vielgestaltigkeit des *Bacterium coli*. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde I. Abt. Orig. **79**. S. 324—339.

**Pring, G. H.**, 1917. Hybrid *Nymphaeas*. Ann. Missouri bot. Gard. **4**. S. 1—14. 3 Taf. 5 Textf.

**Pritschard, F.**, 1916. Correlations between morphological characters and the saccharine contents of sugar beets. Am. J. Botany. **3**. S. 361 bis 375. 1 Textf.

**Punnett, R. C.**, 1917. Reduplication series in sweet peas II. Journ. Genetics. **6**. S. 185—193.

**Renner, O.**, 1917. Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **18**. S. 121—294.

**Riechet, C.**, 1917. La fermentation lactique et les sels de thallium. Etude sur l'hérédité. Ann. Inst. Pasteur. **31**. S. 51—59.

**Risien, E. E.**, 1917. Pollinating the pecan. Journ. Heredity. **8**. S. 384.

**Roemer, Th.**, 1917. Über Farbenabweichungen bei Zuckerrüben. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **5**. S. 381—391.

**Rosendahl, H. V.**, 1917. Genmäle med anledning af Sv. Murbeck: En hos oss änyo misstolkad ormbunks hybrid, *Asplenium Ruta muraria L. × septentrionale (L.) Hoffm.* (Bot. Notiser 1916 S. 257). Bot. Notiser. S. 43—46.

**Rue, C. de la and Bartlett, H. H.**, 1917. Matroclinic inheritance in Mutation crosses of *Oenothera Reynoldsii*. Am. J. Botany. **4**. S. 119—144. 4 Textf.

**Salisbury, E. J.**, 1916. Variations in *Anemone nemorosa*. Ann. Botany. **30**. S. 523—528. 3 Textf.

**Saunders, E. R.**, 1917. Studies in the Inheritance of doubleness in flowers II. *Meconopsis*, *Althaea* and *Dianthus*. Journ. Genetics. **6**. S. 165—184.

**Schellenberg, H. C.**, 1916. Die Vererbungsverhältnisse von Rassen mit gestreiften Blüten und Früchten. *Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich*. **61**. S. XXIX—XXX.

**Schenk, H.**, 1916. Die Pyramideneiche bei Harreshausen. *Mitt. dtsch. dendrol. Ges.* S. 52—60. 2 Taf.

**Schenk, H.**, 1916. Über Verbänderungen an Nadelhölzern. *Mitt. dtsch. dendrol. Ges.* S. 37—52. 10 Textf.

**Schmitz, K. E. F.**, 1917. Zur Umwandlungsfrage der Diphtheriebazillen. *Berl. klin. Wochenschrift*. **54**. S. 133—136.

**Scott, L. B.**, 1916. Forgotten bud variations. *Journ. Heredity*. **7**. S. 452 bis 455. 2 Textf.

**Shamel, A. D.**, 1917. An orange bud variation. *Journ. Heredity*. **8**. S. 176 bis 177. 1 Textfig.

**Shamel, A. D.**, 1917. A bud variation of *Evonymus*. *Journ. Heredity*. **8**. S. 218—220.

**Shamel, A. D.**, 1917. A lemon bud variation. *Journ. Heredity*. **8**. S. 284. 2 Textf.

**Shamel, A. D.**, 1917. Variation in artichokes. *Journ. Heredity*. **8**. S. 306 bis 309. 2 Textf.

**Shamel, A. D.**, 1917. A bud variation in *Pittosporum*. *Journ. Heredity*. **8**. S. 357—358. 1 Textf.

**Shaw, H. B.**, 1916. Self, close and cross fertilization of beets. *Mem. N. York Bot. Gard.* **6**. S. 149—152.

**Shuffeldt, R. W.**, 1917. Remarkable buttonballs. *Journ. Heredity*. **8**. S. 310. 1 Taf.

**Sinnott, E. W.**, 1917. The „age and area“ hypothesis and the problem of Endemism. *Ann. Botany*. **31**. S. 209—216.

**Sirks, M.**, 1916. Sur quelques hybrides artificiels dans le genre *Verbascum*. *Arch. néerl. Sc. exactes et nat. Sér. B*. **3**. S. 32—43. 5 Textf.

**Stange, B.**, 1917. Eine bemerkenswerte Knospenvariation der Feuerbohne. *Die Naturwissenschaften*. **5**. S. 226.

**Stark, P.**, 1917. Über die Variabilität der Blüte von *Paris quadrifolia*. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **35**. S. 476—487. 1 Textf.

**Stomps, T. J.**, 1917. Blattbecher und Sproßbecher. *Rec. d. Trav. Bot. Néerl.* **14**. S. 61—107. 2 Taf. 7 Textf.

**Stomps, T. J.**, 1917. *Ligustrum vulgare* mut. *ebbingense*. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **35**. S. 20—27. 1 Textf.

**Stout, A. B.**, 1916. Self and cross pollinations in *Cichorium intybus* with reference to sterility. *Mem. N. York Bot. Gard.* **6**. S. 333—454. 1 Taf.

**Stout, A. B.**, 1917. Notes regarding variability of the rose mallows. *Torreya*. **17**. S. 142—148.

**Surface, F. M.**, 1916. Studies on oat breeding III. On the inheritance of certain glume characters in the cross *Avena fatua*  $\times$  *A. sativa* var. *Kherson*. *Genetics*. **1**. S. 252—286.

**Surface, F. M. and Zinn, J.**, 1916. Studies on oat breeding IV. Pure line varieties. *Maine Agr. Exp. Station*. **250**. S. 97—148.

**Teräsonori, K.**, 1915. Über in Finnland feldmäßig gebaute Erbsenformen. *Acta Soc. Fauna Flora Fennica*. **40**. S. 1—142.

**Trow, A. H.**, 1916. On the number of nodes and their distribution along the main axis in *Senecio vulgaris* and its segregates. *Journ. Genetics*. **6**. S. 1—63.

**Trow, A. H.**, 1916. On „albinism“ in *Senecio vulgaris* L. *Journ. Genetics*. **6**. S. 65—74.

**Tubeuf, C. von**, 1917. Über die Begrenzung der Mistelrassen und die Disposition ihrer Wirtspflanzen. *Zeitschr. für Pflanzenkrankheiten*. **27**. S. 241. 10 Textf.

**Tupper, W. W.** and **Bartlett, H. H.**, 1916. A comparison of the wood structure of *Oenothera stenomeres* and its tetraploid mutation *gigas*. *Genetics*. **1**. S. 177—184.

**Vallean, W. D.**, 1915. Über die Widerstandsfähigkeit der Früchte einiger *Prunus*-Varietäten gegen die Grindfäule des Steinobstes (*Sclerotinia cinerea*). *Journ. Agr. Research*. **5**. S. 365—395. 3 Taf.

**Vetter, J.**, 1916. Neue *Festuca*-Hybriden. *Verh. K. u. K. zool. bot. Ges. Wien*. **66**. S. (127)—(130). 12 Textf.

**Vetter, J.**, 1917. Neue *Festuca*-Hybriden, neue Standorte. *Verh. K. u. K. zool. bot. Ges. Wien*. **67**. S. (171)—(187).

**Vollmann, F.**, 1916. Die Bonifaciuslinde auf Wörth im Staffelsee, ein Bastard. *Mitt. bayr. bot. Ges.* **3**. S. 367—368.

**Voorhues, J. H.**, 1915. Variations in soy bean inoculation. *Journ. Am. Soc. Agron.* **7**. S. 139—140.

**Wagner, J.**, 1916. Neue Flockenblumen-(*Centaurea*) Bastarde (magy.). *Mag. bot. Lap.* **15**. S. 231—235. 1 Taf.

**Waller, A. E.**, 1916. Xenia in maize. *Am. J. Botany*. **22**. S. 41—43. Ill.

**Warren, E.**, 1917. A preliminary report on some breeding experiments with foxgloves. *Biometrika*. **11**. S. 303—327.

**Willis, J. C.**, 1917. The relative age of endemic species and other controversial points. *Ann. Botany*. **31**. S. 189—208.

**Winkler, H.**, 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Zeitschr. f. Bot.* **8**. S. 417—531. 3 Taf. 17 Textf.

**Wylie, E. B.**, 1917. A hybrid ragweed. *Bot. Lab. State Univ. Iowa*. S. 127—128. 1 Taf.

**Yampolsky, C.**, 1916. Observations on inheritance of sex-ratios in *Mercurialis annua*. *Mem. N. York. Bot. Gard.* **6**. S. 69—74.

**Zederbaur, E.**, 1917. Alter, Vererbung und Fruchtbarkeit. *Verh. K. u. K. zool. bot. Ges. Wien*. S. 81—87.

**Zederbaur, E.**, 1917. Alter und Vererbung. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*. **5**. S. 257—259.

**Zimmermann, W.**, 1915. Auf der Jagd nach *Orchis militaris*  $\times$  *Aceras anthropophora*. *Mitt. bad. Landesver. Naturk. Freiburg*. S. 104—109.

**b) Tiere.**

**Adametz, L.**, 1917. Über die Vererbungsweise der Karakullocke bei Kreuzungen von bocharischen Fettenschwanzschafen mit Rambouillet. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgl. **17**. S. 161—204.

**Armbruster, L., Nachtsheim, H. und Römer, Th.**, 1917. Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungsexperimente. Experimentum crucis theoriae mendelianae. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgl. **17**. S. 273—355. 4 Textf.

**Bandermann, T.**, 1915. Aberrative Formen und Albinismus bei Tagfaltern. Societas entom. **30**. S. 18—19.

**Bandermann, F.**, 1915. Färbungsaberrationen. Societas entom. **30**. S. 20—21.

**Bandermann, F.**, 1916. Rassenmischlinge von *Lymantria hybr. dispar*  $\times$  *japonica*. Societas entom. **31**. S. 11—12.

**Barfurth, D.**, 1914. Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. V. Mitt.: Weitere Ergebnisse und Versuche ihrer Deutung nach den Mendelschen Regeln. Arch. Entw.mech. d. Organ. **40**. S. 279—309.

**Bateson, W. and Haig Thomas, R.**, 1917. Note on a pheasant showing abnormal sex-characters. Journ. Genetics. **6**. S. 163—164. 1 Taf.

**Bryk, F.**, 1914. Ein Zitronenblatt mit einer ursprünglichen Weißlingszeichnung. Zool. Anz. **44**. S. 451—458.

**Davenport, C. B.**, 1914. Mutations in poultry. Year Book Carnegie Inst. Washington. **12**. S. 106.

**Dickel, O.**, 1914. Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. Biol. Centralbl. **34**. S. 719—745, 749—800.

**Dickel**, 1916 und 1917. Die Geschlechtsbildungswweise bei der Honigbiene wie deren grundsätzliche Bedeutung für die Geschlechtsbildungswweise überhaupt. Zeitschr. f. wiss. Insektdiologie. **11**. 1916. Heft 11 und 12. **12**. 1917. S. 33—40, 95—99, 113—120, 148—158, 224—231.

**Doncaster, L.**, 1914. The determination of sex in the gall-fly, *Neuroterus lenticularis* (*Spathegaster baccarum*). Nature, London. **94**. S. 115—116.

**Dürken, B.**, 1917. Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei *Rana fusca*. Biol. Centralbl. **37**. S. 127—139.

**Dürst, J. U.**, 1914. Die Vererbung von Mißbildungen und Krankheiten mit besonderer Berücksichtigung eigener Züchtungsversuche. Vierteljahrsschr. naturw. Ges. Zürich. **58**. S. 30—31.

**Fischer, E.**, 1914. Neue Vererbungsexperimente mit *Vanessa urticae*-Aberrationen. Soc. entom. **29**. S. 88.

**Fischer, E.**, 1915. *Parnassius apollo* L. als Bewohner der Tiefebene und sein gleichsinniges Variieren in nördlichen und südlichen Gegenden. Soc. entom. **30**. S. 33—34.

**Fischer, E.**, 1915. Eine schwarze Aberration von *Argynnis paphia valesnia* Esp. Soc. entom. **30**. S. 48—49.

**Fischer, E.**, 1916. Paarung der Tagfalter in der Gefangenschaft. Soc. entom. **31**. S. 55.

**Foà, A.**, 1914. Osservazioni intorno al polimorfismo sessuale nel *Rhizoglyphus echinopus*, specialmente riguardanti l'ereditarietà. *Bios Genova*. **2**. S. 49—64.

**Foot, K. and Strobell, E. C.**, 1914. Preliminary report of crossing two hemipterous species, with reference to the inheritance of a second exclusively male character. *Biol. Bull.* **27**. S. 217—236.

**Franz, V.**, 1916. Zur Farben- und Bändervariabilität von *Tachea nemoralis*. *Zool. Anz.* **48**. S. 292—299. 1 Fig.

**Franz, V.**, 1917. Farbenvariationen von *Helix nemoralis*. *Nat. Wochenschr. N. F.* **16**. S. 121—122.

**Fuchs, H. M.**, 1914. On  $F_2$  *Echinus* hybrids. *Journ. mar. biol. Assoc. Plymouth N. Ser.* **10**. S. 464—465.

**Gerould, M. W.**, 1914. Zur Frage des *Xiphophorus rachovii* Regan. Ein Beitrag zum Problem der konstant-intermediären Vererbung. *Zool. Anz.* **44**. S. 369—375.

**Gerould, J. H.**, 1914. Heredity in butterflies. *Year Book Carnegie Inst. Washington*. **12**. S. 113—114.

**Geyer, K.**, 1914. Die geschlechtliche Differenzierung des „Soma“ bei den Insekten. *Die Naturwissenschaften*. **2**, S. 601—605.

**Gillmer, M.**, 1916. Zur Variation der mittleren Querbinde des Linden-schwärmers (*Mimas tiliae* L.). *Soc. entom.* **31**. S. 53—54. 15 Fig.

**Goldschmidt, R.**, 1916. A preliminary report on further experiments in inheritance and determination of sex. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **2**. S. 53.

**Goodale, H. D.**, 1914. Dependance of secondary sex-characters on the germ gland in poultry. *Year Book Carnegie Inst. Washington*. **12**. S. 101 bis 102.

**Hagedoorn, A. L. en A. C.**, 1917. Rattensoorten. *Teysmannia*. S. 1—23.

**Harrison, J. W. H.**, 1917. Studies in the hybrid *Bistoninae*. *Journ. Genetics*. **6**. S. 95—161. 4 Taf. 15 Textf.

**Harrison, J. W. H.**, 1917. Studies in the hybrid *Bistoninae* II. *Journ. Genetics*. **6**. S. 269—313. 1 Taf. 12 Textf.

**Hartmann, O.**, 1917. Über die temporale Variation der Copepoden. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgl.* **18**. S. 22—44. 22 Textf.

**Hasebroek, K.**, 1917. Melanismus von *Cymatophora*. *Intern. entom. Zeitschr.* Nr. 21.

**Huxley, J. S.**, 1914. The court-ships-habits of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*); with an addition to the theory of sexual selection. *Proc. zool. Soc. London*. S. 491—562.

**Hyde, R. R.**, 1914. Inheritance of the length of life in *Drosophila ampelophila*. *Proc. Indiana Acad. Sc.* 1913. S. 113—123.

**Jennings, H. S.**, 1916. Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of *Difflugia corona*. *Journ. Genetics*. **1**. S. 407—534.

**Ishiwata, S.**, 1914. Sur le sexe de l'oeuf du ver à soie. *Zool. Anz.* **43**. S. 193—197.

**Kaltenbach, R.**, 1917. Über Eierstocktransplantation bei Rouen- und Pöking-enten. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgl.* **17**. S. 251—253. 1 Textf.

**Kammerer, K.**, 1918. Mischling. Ornitholog. Monatsschr. **43**. S. 31.

**Keller, K. und Tandler, J.**, 1917. Zur Erforschung der Unfruchtbarkeit bei den Zwillingsskälbern des Rindes. Süddeutsche Landwirtsch. Tierzucht. **12**. S. 296. 1 Textf.

**Kudelin, N.**, 1914. Farbenvariationen der Schnecke *Helix vindobonensis* Fér. (= austriaca Mühlf.), gesammelt in der Umgegend der Stadt Nikolajew, Gouv. Cherson. Zool. Anz. **43**. S. 416—418.

**Lécaillon, M. A.**, 1917. Sur l'aptitude à la parthénogénèse naturelle considérée chez diverses races ou variétés de Bombyx du Mûrier. C. R. Ac. Sc. Paris. **165**. S. 799—801.

**Lenz, F.**, 1917. Alternative Modifikationen bei Schmetterlingen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **18**. S. 93—103.

**Little, C. C.**, 1914. "Dominant" and "recessive" spotting in mice. Am. Naturalist. **48**. S. 74—82.

**Lloyd-Jones, O.**, 1916. Mules that breed. Journ. Heredity. S. 494—502. 5 Textf.

**Lloyd-Jones, O. and Errard, J. M.**, 1916. Inheritance of color and horns in blue gray cattle. Agr. exp. Station Iowa State Coll. agr. a mechan. arts Res. Bull. No. 30. S. 67a—106a.

**Macbride, E. W. and Jackson, A.**, 1916. The inheritance of colour in the stick-insect *Carausius morosus*. Proc. Royal Soc. London B. **89**. S. 109—118.

**MacDowell, E. C.**, 1914. Size inheritance in rabbits. Science, N. S. **39**. S. 440—441.

**Marshall, W. und Müller, H.**, 1917. The effect of long-continued heterozygosis on a variable character in *Drosophila*. Journ. exper. Zool. **22**. S. 457—470. 2 Textf.

**McLean, J. A.**, 1914. The sapphire hog. Journ. Heredity. **5**. S. 301—304.

**Morgan, T. H.**, 1914. No crossing over in the male of *Drosophila* of genes in the second and third pairs of chromosomes. Biol. Bull. **26**. S. 195 bis 204.

**Morgan, T. H.**, 1914. Another case of multiple allelomorphes in *Drosophila*. Biol. Bull. **26**. S. 231—244.

**Muller, H. T.**, 1914. A factor for the fourth chromosome of *Drosophila*. Science, N. S. **39**. S. 906.

**Nabours, R. K.**, 1914. Inheritance in Orthoptera. Science, N. S. **39**. S. 439.

**Nabours, K.**, 1917. Studies in inheritance and evolution in Orthoptera. II. Journ. Genetics. **7**. S. 1—70. 3 Taf.

**Onslow, H.**, 1917. A note on certain names recently applied to sable mice. Journ. Genetics. **6**. S. 231—235.

**Pearl, R.**, 1917. The experimental modification of the germcells. III. (The effect of parental alcoholism). Journ. exp. Zool. **22**. S. 241—310. 7 Textf.

**Raabe, H.**, 1916. Les générations automnales chez l'*Amoebidium parasiticum* Cienk. (pol. et franc.). Trav. Soc. Sciences Varsovie III. Cl. sc. math. et nat. No. 19. 91 S. 2 Taf. 4 Textf.

**Rabaud, E.**, 1914. Sur une anomalie héréditaire des membres postérieurs chez la souris. *C. R. Soc. biol. Paris.* **77**. S. 411—412.

**Ritzman, E. G.**, 1916. Mendelism of short ears in sheep. *Journ. Agric. Research.* **6**.

**Sehalow, H.**, 1917. Beobachtungen an Kanarienbastarden. *Die Naturwissenschaften.* **5**. S. 93—94.

**Schmidt, 1917.** Beobachtungen von Vererbungserscheinungen bei Hühnern. *Süddeutsche Landwirtsch. Tierzucht.* 12. Jahrg. S. 254.

**Schultz, W.**, 1917. Gleichlauf von Verpflanzung und Kreuzung bei Froschlurchen. *Arch. Entwicklungsmechanik d. Organismen.* **43**. S. 361—381. 1 Taf.

**Schulze, P.**, 1916. Das Abändern der Zeichnung auf den Flügeln der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus L.*). *Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde.* S. 385—395. 27 Textf.

**Seiler, J.**, 1917. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl.* **18**. S. 81—92. 3 Textf.

**Selzer, A.**, 1914. Überführung der Hochgebirgsform eines Schmetterlings in eine solche der Ebene. *Umschau.* **18**. S. 369—371.

**Slye, M.**, 1914. The incidence and inheritability of spontaneous cancer in mice (Preliminary report). *Zeitschr. f. Krebsforschung.* **13**. S. 500—504.

**Smith, G.**, 1914. The effect of reproductive cycle on glycogen and fat metabolism in crustacea. *Rep. 83 Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc.* S. 670 bis 671.

**Steinach, E.**, 1914. Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. *Verh. Ges. dtsch. Naturf. u. Ärzte* 85. Vers. Teil 2. 2. Hälfte. S. 986.

**Sturtevant, A. H.**, 1914. Linkage in the silk-worm moth. *Am. Naturalist.* **48**. S. 315—317.

**Tennent, D. H.**, 1914. The early influence of the spermatozoon upon the character of Echinoid larvae. *Papers Tortugas Labor. Carnegie Inst. Washington.* **5**. S. 127—138.

**Tjebbes, K.**, 1917. Sur les rapports génétiques entre *Thaumalea picta* et *Thaumalea obscura* Schlegel. *Arch. néerl. Sc. exactes et nat. Sér. III B T. III.* S. 316—322.

**Tschermak, H. v.**, 1917. Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre (Genasthenie). *Biol. Zentralbl.* **37**. S. 217—277.

**Watt, H. J.**, 1917. The typical forms of the Cochlea and its variations. *Proc. Roy. Soc. London B.* **89**. S. 410—421.

**Wentworth, E. N.**, 1914. Sex-linked factors in the inheritance of rudimentary mammae in swine. *Iowa Acad. Sciences.* **21**. S. 265—268.

**Whiting, P. W.**, 1914. Observations on blow flies; duration of the prepupal stage and color determination. *Biol. Bull.* **26**. S. 184—194.

**Whitney, D. D.**, 1914. The production of males and females controlled by food conditions in *Hydatina senta*. *Science, N. S.* **39**. S. 832—833.

**Williams, C. B.**, 1917. Some problems of sex ratios and parthenogenesis. *Journ. Genetics.* **6**. S. 255—267.

**Wriedt, C.**, 1916. Correlation between the size of cannon bone in the offspring and the age of the parents. Journ. Agric. Research. Dep. Agric. Washington. 7. S. 361—371.

c) Mensch.

**Beck**, 1916. Erbsyphilis und akustischer Ohrapparat. Mediz. Klinik. 12. S. 305—308.

**Broeck, A. J. P. v. d.**, 1916. Zur Frage der willkürlichen Beeinflussung der kindlichen Schädel förm. Korresp.blatt dtsch. Ges. Anthropol. usw. 17. S. 68—70.

**Cragg, Ed. and Drinkwater, H.**, 1917. Hereditary absence of phalanges through five generations. Journ. Genetics. 6. S. 81—89. 1 Taf. 7 Textf.

**Colley, F.**, 1914. Von der Erblichkeit der Blinddarmentzündung. Umschau. 18. S. 138.

**Davenport, C. B.**, 1914. Studies in human heredity. Year Book Carnegie Inst. Washington. 12. S. 115—116.

**Davenport, C. B.**, 1914. The bare necks. Journ. Heredity. 5. S. 374.

**Davenport, C. B.**, 1914. Skin colors in Mulattoes. Journ. Heredity. 5. S. 556—558.

**Dresel, K.**, 1917. Inwiefern gelten die Mendelschen Vererbungsgesetze in der menschlichen Pathologie. Diss. Berlin. 50 S.

**Ebstein, E. und Günther, H.**, 1914. Klinische Beobachtungen über Albinismus. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 17. S. 357—380.

**Fritsch, M.**, 1915. Neuere Beobachtungen zum Studium der Rasseneigentümlichkeiten des menschlichen Haupthaares. Zeitschr. f. Ethnologie. 47. S. 232—233.

**Göbell, R. und Runge, W.**, 1917. Eine familiäre Trophoneurose der unteren Extremitäten. Arch. Psychiatrie u. Nervenkrankh. 57. S. 297—364. 3 Taf. Abb. und Stammbäume.

**Hochenegger, J. v.**, 1916. Beeinflussung der Krebsdisposition. Mediz. Klinik. 12. S. 476—481.

**Karplus**. Syringomyelie bei Vater und Sohn. Mediz. Klinik. 11. Nr. 49.

**Kollmann, J.**, 1917. Zur Anthropologie der Juden. Korresp.blatt dtsch. Ges. Anthropol. usw. 48. S. 1—4.

**Kollmann, J.**, 1917. Die Ungarn. Zeitschr. f. Ethnologie. Heft 1. S. 1—9.

**Konradi, D.**, 1917. Die Vererbung der Immunität gegen Lyssa. 3. Mitt. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde 1. Abt. Orig. 79. S. 80—82.

**Konradi, D.**, 1917. Die Vererbung der Wut. 4. Mitt. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde 1. Abt. Orig. 79. S. 82—84.

**Lenz, F.**, 1917. Einschüchterungsauslese und weibliche Wahl bei Tier und Mensch. Arch. Rass. u. Ges.biologie. 12. S. 129—150.

**Lenz, F.**, 1917. Die nordische Rasse in der Blutmischung unserer östlichen Nachbarn. Osteur. Zukunft. S. 17—22.

**Lenz, F.**, 1917. Der phylogenetische Haarverlust des Menschen. Arch. Rass. u. Ges.biologie. 12. S. 333—336.

**Leva**, 1915. Über die familiäre Akromegalie. *Mediz. Klinik*. **11**.

**Masoin, E.**, 1914. Etudes sur l'hérédité. I. communication. *Bull. Acad. Méd. Belg. Sér. 4*. **28**. S. 136—146.

**Meyer, H.**, 1917. Zur Biologie der Zwillinge. *Diss. Berlin*. 53 S. 2 Taf. 6 Textf.

**Raffle, A. B.**, 1914. A family history of polydactylysm. *Lancet*. **187**. S. 693.

**Ramaley, F.**, 1914. Multiple factors in human skin color. *Science*, R. S. **39**. S. 533—534.

**Sergi, S.**, 1914. Missing teeth inherited. *Journ. Heredity*. **5**. S. 559—560.

**Sieglbauer, F.**, 1915. Eine an primitive Verhältnisse anklingende Variation der menschlichen Wirbelsäule. *Morphol. Jahrb.* **49**. S. 527—567.

**Siemens, H.**, 1917. Die Erblichkeit des sporadischen Kropfes. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgschl.* **18**. S. 55—80. 4 Textf.

**Siemens, H. W.**, 1917. Über das Erfindergeschlecht Siemens. *Arch. Rass. u. Ges.biologie*. **12**. S. 162—192.

**Sommer**. Zur forensischen Beurteilung der Erblichkeit von morphologischen Abnormitäten und Papillarlinien der Finger. *Arch. f. Kriminologie*. **67**. S. 161—174.

**Wegelein, C.**, 1917. Erbliche Mißbildung des kleinen Fingers. *Berl. Klin. Wochenschr.* **54**. S. 283—284.

**Weinberg, W.**, 1914. Über die Beziehungen zwischen Sexualproportion, Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. *Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg*. **70**. S. 60—62.

**Weinberg**, 1917. Über die Frage der Minderwertigkeit der Erstgeborenen. *Arch. Rass. u. Ges.biologie*. **12**. S. 193—195.

### III. Arbeiten über Abstammungslehre, ausgehend von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie (Serologie) und Entwickelungsgeschichte, der Tier- und Pflanzengeographie.

#### a) Pflanzen.

**Beijerinck, M. W.**, 1914. Über das Nitratferment und über physiologische Artbildung. *Folia microbiologica*. **3**. S. 91—113.

**Bower, F. O.**, 1917. Studies in the phylogeny of the Filicales. VI. Ferns showing the acrostichoid condition, with special reference to dipterid derivatives. *Ann. Botany*. **31**. S. 1—39. 2 Taf. 15 Textf.

**Bunyard, E. A.**, 1916. The origin of the Garden Red currant. *Proc. Linn. Soc. London* 1915—1916. S. 13.

**Burlingame, L. L.**, 1916. The origin and relationships of the Araucarians I. *Bot. Gaz.* **60**. S. 1—26.

**Claussen, P.**, 1915. Über die Phylogenie pilzlicher Fortpflanzungsorgane. *Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg*. **56**. S. (28)—(32).

**Ernst, A.**, 1917. Über den Ursprung der apogamen Angiospermen. *Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich*. **62**. S. 336—348.

**Forsaith, C. C.**, 1916. Pollensterility in relation to the geographical distribution of some Onagraceae. *Bot. Gaz.* **62**. S. 466—487. 3 Taf. 1 Textf.

**Hedlund, T.**, 1914. De Sorbo arranensi Hdl. et affinibus homozygotis Norvegiae. *Bot. Undersökels i. Helgeland II. Videnskapsselsk. Skrift.* S. 181—184.

**Heinricher, E.**, 1916. Der Kampf zwischen Mistel und Birnbaum. *Sitzungsber. ksl. Akad. Wiss. Wien math. nat. Kl.* **124**. Abt. IIa, Heft 9.

**Ishikawa, M.**, 1917. Über die Typen des Embryosacks bei den Angiospermen (jap.). *Bot. Mag. Tokyo.* **31**. S. (129)—(140). Ill.

**Jacobsson-Stiasny, G.**, 1916. Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. I. Formenreihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken. *Sitzungsber. ksl. Akad. Wiss. Wien 1.* **125**. S. 593—732.

**Klebs, G.**, 1917. Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. *Biol. Centralbl.* **37**. S. 379—415.

**Koketsu, R.**, 1917. Serodiagnostische Untersuchungen an den Gymnospermen (V. M.). *Bot. Mag. Tokyo.* **31**. S. 144—153.

**Kräusel, R.**, 1917. Die Bedeutung der Anatomie lebender und fossiler Hölzer für die Phylogenie der Koniferen. *Nat. Wochenschrift N. F.* **16**. S. 305—311 und 363—364. 9 Textf.

**Kusnezow, N.**, 1914. Über den Übergang von Kryptogamen zu Phanerogamen (russisch). Vorlesungen Juriw-Dorpat. 80 S. 88 Textf.

**Lek, H. A. A. v. d.**, 1917. Over het voorkomen van „biologische og physiologiske rassen“ bij plantenparasieten en de oeconomische beteekenissen daarvan II. *Tijdschr. over Plantenz.* S. 137—164.

**Lingelsheim, A.**, 1916. Die Fluoreszenz wässriger Rindenabszüge von Eschen in ihrer Beziehung zur Verwandtschaft der Arten. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **34**. S. 665—673. 1 Textf.

**Massart, J.**, 1917. Quelques adaptations végétales au climat de la Côte d'Azur. *Ann. d. Géogr.* **26**. S. 94—105. 4 Taf.

**Montemartini, L.**, 1916. Über die Spezialisierung der Schmarotzerpilze unter besonderer Berücksichtigung der Getreiderostpilze. *Rivista Patologia reget.* **8**. S. 33—44, 145—158.

**Pascher, A.**, 1917. Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. *Arch. f. Protistenkunde.* **38**. S. 1—87. 65 Textf.

**Reed, M. G.**, 1916. Die physiologischen Rassen von *Erysiphe graminis* auf Weizen und Hafer. *Univ. Missouri Coll. Agr. Exp. St. Research Bull.* **23**. S. 1—19.

**Ritter**, 1907. Die Beschreibung des Vegetationsverlaufes 1916, zugleich ein neuer Beweis für die Anpassung der Pflanzen an bestimmte „Wärme-summen“. *Beih. bot. Centralbl. 2.* **35**. S. 568—577. 1 Textf.

**Schiffner, V.**, 1917. Die systematisch-phylogenetische Forschung in der Hepaticologie seit dem Erscheinen der Synopsis Hepaticarum und über die Abstammung der Bryophyten und Pteridophyten. *Progressus rei botanicae.* **5**. S. 387—520.

**Schulz, A.**, 1916. Das Getreide der alten Egypter. *Abh. nat. Ges. Halle.* 39 S. 10 Textf.

**Schulz, A.**, 1916. Über die Abstammung des Weizens. *Mitt. Thür. bot. Ver. N. F.* **33**. S. 11—16.

**Schulz, A.**, 1916. Abstammung und Heimat des Saathafers. 2. Mitt. Mitt. Thür. bot. Ver. N. F. **33**. S. 16—21.

**Schulz, A.**, 1917. Über einen Fund von hallstattzeitlichen Roggenfrüchten in Mitteldeutschland. Ber. dtsch. bot. Ges. **34**. S. 890—893. 1 Textf.

**Sinnott, E. W.**, 1916. The evolution of herbs. Science N. S. **44**. S. 291 bis 298.

**Täckholm, G.** und **Söderberg, E.**, 1917. Über die Pollenentwicklung bei *Cinnamomum* nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. Ark. för Bot. **15**. 14 S. 1 Textf.

**Thellung, A.**, 1916. Über die Abstammung der Saathaferarten. Sitzungsber. Schweiz. bot. Ges. Heft 24/25. S. XXVII—XXVIII.

**Tischler, G.**, 1917. Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosacks von *Lythrum Salicaria*. Ber. dtsch. bot. Ges. **35**. S. 233—246. 1 Taf.

**Trabut**, 1917. Origine hybride de la luzerne cultivée. C. R. Ac. Sc. Paris. **164**. S. 607—609.

**Vries, H. de**, 1916. The origin by mutation of the endemic plants of Ceylon. Science N. S. **43**. S. 785—787.

**Willis, J. C.**, 1916. The dispersal of organisms as illustrated by the flora of Ceylon and New Zealand. Proc. Linn. Soc. London 1915/16. S. 13—14.

**Willis, J. C.**, 1916. The endemic flora of Ceylon, with reference to geographical distribution and evolution in general. Phil. Trans. Roy. Soc. London B. **206**. S. 307—342.

**Willis, J. C.**, 1916. The endemic flora of Ceylon, with reference to geographical distribution and evolution in general. A correction. Proc. Roy. Soc. London, B. **89**. S. 257.

**Willis, J. C.**, 1916. Some evidence against the theory of the origin of species by natural selection. Ann. Roy. Bot. Garden Paradanya. 4, part I. S. 1.

### b) Tiere.

**Aichel, O.**, 1915. Das Problem der Entstehung der Zahnform. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Supplementsband. S. 33—140. 4 Taf.

**Bateson, W.** und **Thomas, R.**, 1917. Note on a Pheasant showing abnormal sex-characters. Journ. Genetics. **6**. S. 163—164. 1 Textf.

**Boas, J. E. V.**, 1917. Zur Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere. Kopenhagen, Bang. S. 61. 35 Textf.

**Dietz, P. A.**, 1917. Über die Herkunft der Knochenfische (Teleostier). Zool. Anz. **49**. S. 79—89. 1 Textf.

**Forster, A.**, 1917. Die Mm. contrahentes und interossei manus in der Säugetierreihe und beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1916. S. 101—378. 6 Taf., 76 Textf. u. Schemata.

**Gregory, W. K.**, 1916. Studies on the evolution of the Primates II. Phylogeny of recent and extinct Anthropoides with special reference to the origin of Man. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **35**. S. 258—355.

**Gregory, W. K.**, 1915. On the relationship of the Eocene Lemur *Notharctus* to the Adapidae and to other Primates. — On the classification and phylogeny of the Lemuroidea. Bull. Geol. Soc. Amer. **26**. S. 419—446.

**Haecker, V.**, 1917. Über eine entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbsgsl. **18**. S. 1—21.

**Hartmann, O.**, 1917. Über die temporale Variation bei Copepoden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbsgsl. **18**. S. 22—43.

**Hasebroek, K.**, 1917. Stellung und Lage der Zwillingsflecke und des Randfleckes auf den Flügeln von *Vanessa urticae* L. und var. *ichnusa* Bon. als neue Gesichtspunkte für die Bestimmung des phyletischen Alters der urticae-Rassen. Zool. Jahrb., Abt. Syst. **40**. S. 587—603. 2 Textf.

**Hess, C. v.**, 1917. Über den Farbensinn der Vögel und die Lehre von den Schmuckfarben. Arch. f. d. ges. Physiologie (Pflügers Arch.). **166**. S. 381—426.

**Krieg, H.**, 1916. Zebroide Streifung an russischen Pferden. Zool. Anz. **47**. S. 185—188.

**Krieg, H.**, 1916. Beiträge zur Rudimentierungsfrage nach Beobachtungen an *Chalcides tridactylus*, *Anguis fragilis* und *Lacerta serpa*. Zool. Anz. **48**. S. 213—219. 5 Textf.

**Krieg, H.**, 1917. Pferdestudien an der Ostfront. Zool. Anz. **49**. S. 197—205. 7 Textf.

**Kükenthal, W.**, 1916. System und Stammesgeschichte der Isididae. Zool. Anz. **46**. S. 116—128.

**Kükenthal, W.**, 1916. System und Stammesgeschichte der Primnoidae. Zool. Anz. **46**. S. 142—158.

**Kükenthal, W.**, 1916. System und Stammesgeschichte der Melitodidae. Zool. Anz. **47**. S. 88—97.

**Kükenthal, W.**, 1916. System und Stammesgeschichte der Scleraxonier und der Ursprung der Holaxonier. Zool. Anz. **47**. S. 177—185.

**Kükenthal, W.**, 1916. System und Stammesgeschichte der Plexauridae. Zool. Anz. **48**. S. 330—336, 340—347.

**Matschie, P.**, 1916. *Capreolus zedlitzii* spec. nov. und andere europäische Arten des Rehes. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. S. 272—294. 19 Textf.

**Noack, Th.**, 1916. Über die Schädel vorgeschichtlicher Haushunde im Römermuseum zu Hildesheim. Zool. Anz. **46**. S. 75—94. 9 Textf.

**Pascher, A.**, 1917. Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. Arch. f. Protistenkunde. **38**. S. 1—87. 65 Textf.

**Roule, L.**, 1917. Sur les rapports de parenté du Saumon (*Salmo salar* L.) et les Truites d'Europe (*Salmo trutta*, *Salmo fario* L. et var.). C. R. Ac. Sc. Paris. **165**. S. 721—723.

**Schiefferdecker, P.**, 1917. Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung, sowie die *Muscularis sexualis*. Biol. Centralbl. **37**. S. 534—562.

**Steiner, G.**, 1916. Über die Verwandtschaftsverhältnisse und die systematische Stellung der Mermithiden. Zool. Anz. **48**. S. 263—267.

**Toldt, K. jun.**, 1916. Bemerkungen über das lokale Auftreten von Sinushaaren am Säugetierkörper. Zool. Anz. **46**. S. 300—311. 2 Textf.

**Werth, E.**, 1907. Über die Beziehungen des jungdiluvialen *Bison priscus* zu den lebenden Bisonarten. *Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde*. S. 248 bis 258. 5 Textf.

**Williams, C.**, 1917. Some problems of sex ratios and parthenogenesis. *Journ. Genetics*. **6**. S. 255—267. 5 Textf.

### c) Mensch.

**Aichel, O.**, 1915. Das Problem der Entstehung der Zahnform. *Arch f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Supplementsband*. S. 33—140. 4 Taf.

**Forster, A.**, 1917. Die Mm. contrahentes und interossei manus in der Säugetierreihe und beim Menschen. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1916*. S. 101—378. 6 Taf. 76 Textf. u. Schemata.

**Franckenstein, H. M.**, 1914. Der Werdegang der Menschheit. *98. Jahresber. naturw. Ges. Emden*. S. 32—36.

**Fritsch, M.**, 1916. Die Verbreitung australoider Merkmale in Melanesien und den Philippinen. *Zeitschr. f. Ethnologie*. **48**. S. 114—116.

**Gregory, W. K.**, 1916. Studies on the evolution of the Primates II. Phylogeny of recent and extinct Anthropoides with special reference to the origin of Man. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **35**. S. 258—355.

**Schiefferdecker, P.**, 1917. Über die Entwicklung des menschlichen Herzens während der Kindheit bis zum erwachsenen Zustande und über individuelle und Rassenunterschiede. *Die Naturwissenschaften*. **6**. S. 309—316.

**Schiefferdecker, P.**, 1917. Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung, sowie die *Muscularis sexualis*. *Biol. Centralbl.* **37**. S. 534—562.

**Schiff, F.**, 1914. Über das serologische Verhalten eines Paars eineiiger Zwillinge. *Berl. klinische Wochenschr.* **51**. S. 1405—1407.

**Sieglbauer, F.**, 1915. Eine an primitive Verhältnisse anklingende Variation der menschlichen Wirbelsäule. *Morphol. Jahrb.* **49**. S. 537—567. 1 Taf. 7 Textf.

**Smith, G. E.** The influence of racial admixture in Egypt. *Revue anthropologique*. **26**. S. 123.

**Toldt, K. jun.**, 1916. Bemerkungen über das lokale Auftreten von Sinushaaren am Säugetierkörper. *Zool. Anz.* **46**. S. 300—311. 2 Textf.

**Werth, E.**, 1916. Die Auflösung des *Eoanthropus Dawsoni*. *Zeitschr. f. Ethnologie*. **48**. S. 261—264. 1 Textf.

## IV. Arbeiten über die cytologische Basis der Vererbungserscheinungen.

### a) Pflanzen.

**Cole, R. D.**, 1917. Imperfection of pollen and mutability in the genus *Rosa*. *Bot. Gaz.* **63**. S. 110—123. 3 Taf.

**Dunn, L.**, 1917. Nucleus and cytoplasm as vehicles of heredity. Am. Naturalist. **51**. S. 286—300.

**Goldschmidt, R.**, 1916. Nochmals über die Merogonie der Oenothera-bastarde. Genetics. **1**. S. 348—353.

**Lutz, A. M.**, 1916. Oenothera mutants with diminutive chromosomes. Am. Journ. Botany. **3**. S. 502—526.

**Lutz, A. M.**, 1917. Fifteen- and sixteen-chromosome Oenothera mutants. Am. Journ. Botany. **4**. S. 53—111.

**Lutz, M.**, 1917. Characters indicative of the number of somatic chromosomes present in Oenothera mutants and hybrids. Am. Naturalist. **51**. S. 375—377.

**Rosenberg, O.**, 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium. Svensk bot. Tidskr. **11**. S. 145—206. 26 Textf.

**Sakamura, T.**, 1915. Über die Einschnürung der Chromosomen bei Vicia Faba L. (Vorl. Mitt.) deutsch (und japanisch). Bot. Mag. Tokyo. **29**. S. 287—300, (365)—(413). 2 Taf. 1 Textf.

**Sears, P. B.**, 1917. Amniotic parthenogenesis in Taraxacum vulgare (Lam.) Schrk. and T. laevigatum (Willd.) D. C. Ohio Journ. Sc. **17**. S. 97—100.

**Täckholm, G.** und **Söderberg, E.**, 1917. Über die Pollenentwicklung bei Cinnamomum nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. Ark. för Bot. **15**. 14 S. 1 Textf.

**Tischler, G.**, 1917. Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosacks von Lythrum Salicaria. Ber. dtsch. bot. Ges. **35**. S. 233—246. 1 Taf.

**Winge, Ö.**, 1917. The chromosomes. Their numbers and general importance. C. R. Trav. Laboratoire de Carlsberg. **13**. S. 131—275.

**Winge, Ö.**, 1917. Studier over Planterigets Chromosomal og Chromosomernes Betydning. Kjöbenhavn. 150 S. 8°. 1 Taf. 46 Textf.

### b) Tiere.

**Bridges, C. B.**, 1917. An intrinsic difficulty for the variable force hypothesis of crossing-over. Am. Naturalist. **51**. S. 370—373.

**Carothers, E. E.**, 1914. The Mendelian ratio in relation to certain Orthopteran chromosomes. Journ. Morphol. **24**. S. 487—511.

**Morgan, F. H.**, 1914. No crossing over in the male of Drosophila of genes in the second and third pairs of chromosomes. Biol. Bull. **26**. S. 195 bis 204.

**Nachtsheim, H.**, 1914. Sind die Mitochondrien Vererbungsträger? Naturw. Wochenschr. N. F. **13**. S. 580—583.

**Seiler, J.**, 1917. Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. S. 107—113. 1 Taf.

**Seiler, J.**, 1917. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **18**. S. 81—92. 1 Taf. 3 Textf.

## V. Angewandte Vererbungslehre in Züchtung, Sociologie und Medizin.

### a) Pflanzen.

**Adams, J.**, 1916. On the germination of the pollen grains of apple and other fruit trees. *Bot. Gaz.* S. 131—147.

**Åkerman, Å.** und **Johansson, Hj.**, 1917. Bidrag till utredning af frågan om hösthvetesorternas vinterhärdighet. (Ein Beitrag zur Frage der Winterfestigkeit der Winterweizensorten.) *Sveriges Utsädesförenings Tidskrift.* **27.** S. 77—83.

**Anonymous**, 1916. Is the hybrid origin of the loganberry a myth? *Journ. Heredity.* **7.** S. 504—505. 1 Textf.

**Anonymous**, 1916. Iris breeding. *Journ. Heredity.* **7.** S. 502—503.

**Anthony, R. D.** and **Hendrik, U. P.**, 1917. Züchtungsversuche mit einigen Himbeersorten in den Vereinigten Staaten. *N. York Agr. Exp. St., Geneva, Bull.* Nr. 417. S. 75—88. 8 Taf.

**Bach, S.**, 1917. Zur Pollenbiologie von Raps und Rübsen. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung.* **5.** S. 337—345.

**Batchelor, L. D.**, 1916. Die Verbesserung des Nußbaums durch Auslese in Kalifornien. *Journ. Heredity.* **7.** S. 61—65. 2 Textf.

**Caron-Eldingen, v.**, 1917. Zur Entstehung der Mutationen. *Deutsch. Landw. Presse.* Jahrg. 44. S. 657. 2 Textf.

**Christensen, C. J.**, 1917. Tiltraekning af Kaalroeforner. *Tidskr. for Planteavl.* **24.** S. 68—82.

**Clausen**, 1917. Erfahrungen mit der Zuchtauswahl des englischen Raigrases. *Deutsch. Landw. Presse.* S. 318—319. 4 Textf.

**Cohen, S. C.**, 1916. Wat de Theeplanter voor de selektie kunnen un moeten doen. *Meded. v. h. Proefstation voor thee.* **48.** S. 1—22.

**Comes, O.**, 1915. Über die Widerstandsfähigkeit des Getreides gegen Rost sowie der Pflanzen im allgemeinen gegen Schädlinge. *Ann. R. Scuola sup. d'Agr. Portici.* **12.** S. 419—473.

**Espriella, J. de la**, 1917. Methode, Zucht und Sortenfrage bei der Kartoffelzüchtung. *Landw. Jahrb.* **50.** S. 679—694.

**Frandsen, H. N.**, 1916. Undersøgelser over Bestøvnings- og Befrugtningsforhold hos nogle Græs- og Bælgplantearter paa Forsøgsstationen ved Tystofte. *Tidsskr. for Planteavl.* **23.** S. 442—486.

**Frandsen, H. N.**, 1917. Die Befruchtungsverhältnisse bei Gras und Klee in ihrer Beziehung zur Züchtung. *Zeitschr. für Pflanzenzüchtung.* **5.** S. 1—30.

**Fruwirth, C.**, 1917. Der Einfluß des Einschlußmittels auf die Samenbildung. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung.* **5.** S. 391—395.

**Fruwirth, C.**, 1917. Schweres und leichtes Saatgut bei Luzerne und Esparsette. *Fühlings Landw. Ztg.* Jahrg. 66. S. 396.

**Haseman, L.**, 1916. Die Widerstandsfähigkeit verschiedener Weizensorten gegen *Mayetiola destructor* in Amerika. *Journ. econ. Entomology.* **9.** S. 291—294.

**Helweg, L.**, 1917. Dyckningsforsøg med Rodfrugtstammer 1914—1916. Tydskr. for Planteavl. **24**. S. 1—67 + IV S.

**Heribert-Nilsson, N.**, 1917. Versuche über den Vizinismus des Roggens mit einem pflanzlichen Indikator. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **5**. S. 89 bis 114. 10 Textf.

**Honing, J. A.** Selectie-proeven met Deli-tabak. Meded. v. h. Deli Proefstation te Medan Sumatra. S. 79—128.

**Jones, L. R. and Gilman, J. C.**, 1915. Eine neugezüchtete, gegen Fusarium conglutinans widerstandsfähige Kohlsorte. Agr. Exp. Stat. Univ. Wisconsin; Research Bull. **38**. S. 1—70. 23 Textf.

**Kießling, L.**, 1917. Über die spezifische Empfindlichkeit der Gerste gegenüber der Streifenkrankheit. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **5**. S. 31—40.

**Kießling, L.**, 1917. Neues zur Beurteilung des Kartoffelabbaues. Deutsch. Landw. Presse. **44**. S. 409, 416. 2 Textf.

**Lek, H. A. A. v. d.**, 1917. Over het voorkomen van „biologische og physiologische rassen“ bij plantenparasieten en de oeconomische beteekenis daarvan II. Tijdschr. over Plantenz. S. 137—164.

**Mayer-Gmelin, H.**, 1916. Proefnemingen mit de Roode Klaver. Meded. o. d. Ryks Hoogere Land, Tuin en Bosch bouw. School. 63 S.

**Molz, E.**, 1917. Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **5**. S. 121—244. 6 Textf.

**Nielsen, N. J. og Christensen, C. J.**, 1914. Forsøg med Turnipsstammer. Tidskr. for Planteavl. **21**. S. 87—96.

**Nilsson-Ehle, H.**, 1916. Svalöfs Klockhafre III. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **26**. S. 219—231. 2 Taf.

**Nilsson-Ehle, H.**, 1917. Nya vårvhetesorter (neue Sommerweizensorten). Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **27**. S. 51—76.

**Nilsson-Ehle, H.**, 1917. Stegring af praktiskt viktiga egenskaper genom afsiktliga korsningar. Tidskr. f. Landmän. S. 227—234, 247—253.

**Patané, G.**, 1916. La sélection des céréales en Italie. Bull. Rens. agr. et Mal. Plantes. **7**. S. 831—842.

**Patané, G.**, 1916. La selection et l'hybridation des vignes américaines en Italie. Bull. Rens. agr. et Mal. Plantes. **7**. S. 1485—1496.

**Pritschard, J. F.**, 1916. Forschungen und Versuche über die Züchtung der Zuckerrübe in den Vereinigten Staaten. \*Bot. Gaz. **62**. S. 425—465. 63 Tabellen, 51 Textf.

**Roemer, Th.**, 1917. Züchtung alkaloidärmer Lupinen? Landw. Jahrbücher. **50**. S. 433—443.

**Splendore, A.**, 1915. Catalizzatori stimolanti fecondativi e mutamenti in Nicoziane. Bull. ten. coltiv. tabacchi Scafati. **14**. S. 3—32.

**Tedin, H.**, 1916. Über die Wirkung der Entfernung der Grannen auf die Entwicklung des Gerstenkorns in Schweden. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **20**. S. 245—253.

**Tjebbes, B.**, 1917. De veredeling van de Suikerbiet. Tijdschr. der Vereen. tot Bevordering van Wetensch. Teelt. Meded. No. 8. 28 S. 6 Textf.

**William, C.** and **Welton, F.**, 1915. Results of twenty years trials with corn. Ohio Agr. Exp. St. Bull. No. 282. S. 71—109. 8 Textf.

**Zade, A.**, 1918. Der Hafer. Eine Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage. Jena, G. Fischer. 355 S. 31 Textf.

### b) Tiere.

**Escherich, K.**, 1917. Verbessert die Biene! Zeitschr. f. angew. Entomologie. 4. S. 151—155.

**Hansen, J.**, 1917. Der Einfluß der Kontrollvereine auf die Zucht und Vererbung der Milchergiebigkeit. Flugschr. deutsch. Ges. Züchtungsk. 40. Heft. S. 1—32.

**Kroon, H. M.**, 1917. De kruisingen in de huisdierteelt getoetst aan de tegenwoordige begrippen voor erfelykheid. Tijdschr. der Vereen. v. Wetensch. Teelt. Meded. No. 6. 62 S.

**Sternfeld, R.**, 1917. Deutsche Vollblutzucht. Flugschr. deutsch. Ges. Züchtungsk. 39. Heft. S. 1—71.

**Wentworth, E. N.**, 1916. Über reinrassiges Nutzvieh. The Field. 26. S. 1009—1011.

### c) Mensch.

**Ahlborn, K.**, 1916. Zu den Mendelschen Vererbungsregeln. Freideutsche Jugend. 2. S. 306—307.

**Cole, L. J.**, 1914. Biological Eugenics. Relation of philanthropy and medicine to race betterment. Journ. Heredity. 5. S. 305—312.

**Haecker, V.**, 1917. Die Erblichkeit im Mannesstamm und der vaterrechtliche Familienbegriff. Jena, G. Fischer, Biol. Grenz- u. Tagesfragen. Heft 1. 32 S.

**Hoffmann, G. v.**, 1917. Drohende Verflachung und Einseitigkeit rassenhygienischer Bestrebungen in Deutschland. Arch. Rass. u. Ges.biologie. 12. S. 343—345.

**Jastrow, J.**, 1914. Heredity and mental traits. Science, N. S. 40. S. 555 bis 556.

**Lenz, F.**, 1917. Rassenhygienische Bevölkerungspolitik. Dtsch. Politik. 10 S.

**Luerssen, 1916.** Sei Jungdeutsch. Politik, Verl. u. Buchdr. Berlin. 31 S.

**Meyer, M.**, 1916. Die Menschenzucht. Kommissionsverlag bei Bruncken & Co., Greifswald. 198 S.

**Posner, E.**, 1916. Inwiefern gelten die Vererbungsgesetze in der Pathologie? Diss. Berlin. 52 S.

**Ruttmann, W. J.**, 1917. Erblichkeitslehre und Pädagogik. Ausschnitte aus der experimentellen und angewandten Erblichkeitslehre und Individualforschung. Schulwiss. Verlag A. Haase, Leipzig. 155 S. 21 Textf.

**Sapper, K.**, 1917. Die Bedrohung des Bestandes der Naturvölker und die Vernichtung ihrer Eigenart. I. Arch. Rass. u. Ges.biologie. **12**. S. 268 bis 320.

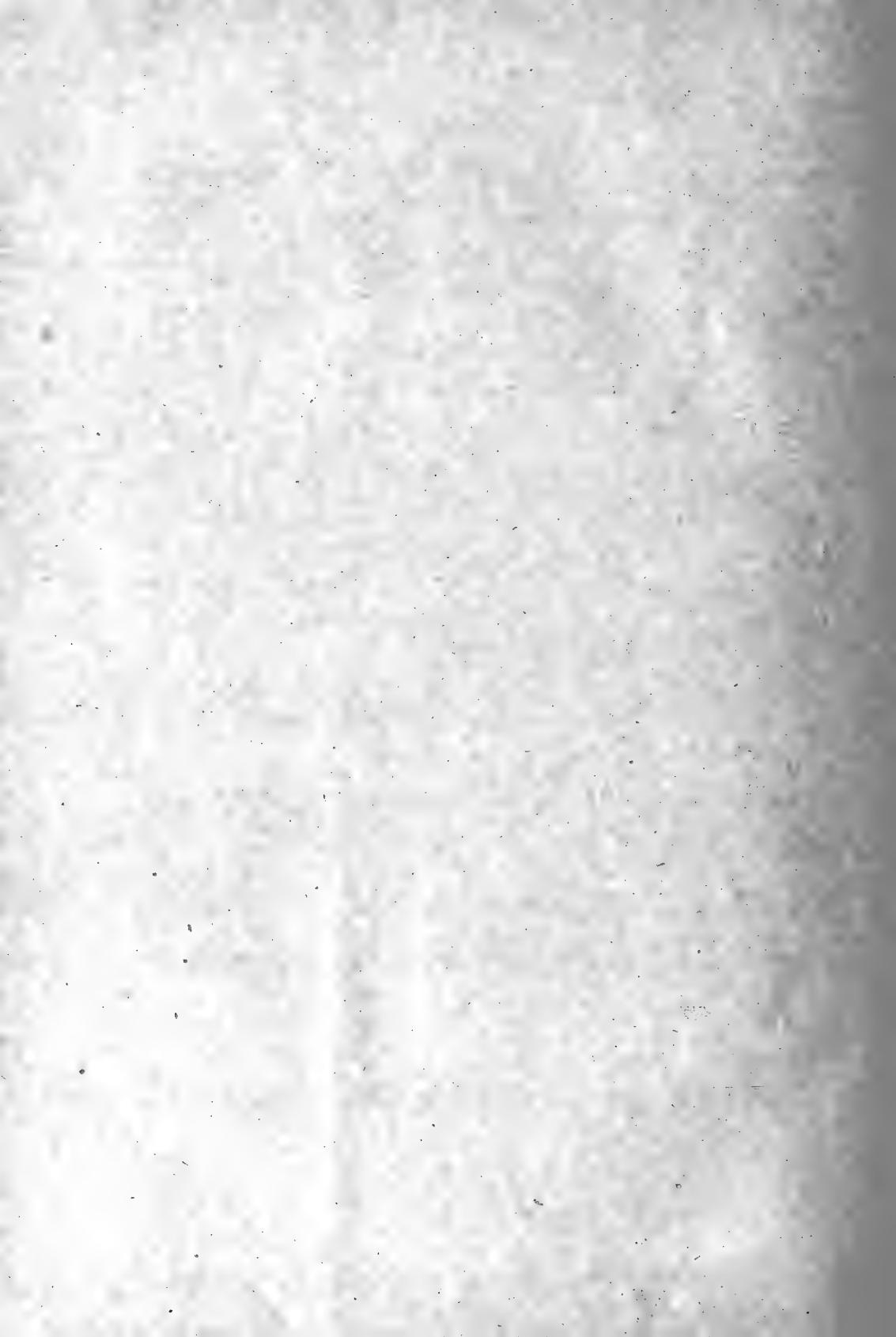
**Schallmeyer, W.**, 1917. Einführung in die Rassenhygiene. Ergebn. Hygiene, Bakt., Immun.forsch. u. exper. Therapie. **2**. S. 433—532.

**Siemens, H. W.**, 1917. Biologische Terminologie und rassenhygienische Propaganda. Arch. Rass. u. Ges.biologie. **12**. S. 257—267.

**Siemens, H. W.**, 1917. Die biologischen Grundlagen der Rassenhygiene und der Bevölkerungspolitik. München, Lehmann. 80 S. 8 Textf.

**Siemens, H. W.**, 1917. Kritik der rassenhygienischen und bevölkerungspolitischen Bestrebungen. Polit. anthropol. Monatsschrift. **15**. S. 547 bis 551.

**Sommer, R.**, 1914. Organisation und Aufgaben eines Reichsinstituts für Familienforschung und Vererbungslehre. Dtsch. mediz. Wochenschr. **40**. S. 708—710.



**Beiträge zur allgemeinen Botanik,** herausgegeben von  
Geh. Regierungsrat Prof. Dr. G. Haberlandt, Direktor des Pflanzen-  
physiologischen Instituts der Universität Berlin. Mit zahlreichen  
Tafeln und Textabbildungen. Band I. Geheftet 56 Mk.

Inhalt: **Bannert, O.** Über den Geotropismus einiger Infloreszenz-  
achsen und Blütenstiele. Mit 4 Textfiguren.

**Haberlandt, G.** Das Pflanzenphysiologische Institut der Uni-  
versität Berlin. Zur Einführung. — Die Pilzdurchlaßzellen  
der Rhizoiden des Prothalliums von *Lycopodium Selago*.  
Mit Tafel VI. — Mikroskopische Untersuchungen über Zell-  
wandverdauung. Mit Tafel XIII.

**Hagen, Fr.** Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates.

**Häuser, R.** Untersuchungen an Makrogametophyten von  
*Piperaceen*. Mit 39 Textfiguren.

**Lamprecht, W.** Über die Kultur und Transplantation  
kleiner Blattstückchen. Mit 6 Textfiguren.

**Neumann-Reichardt, E.** Anatomisch-physiologische Unter-  
suchungen über Wasserspalten. Mit Tafel VII—XII.

**Otto, H.** Untersuchungen über die Auflösung von Zellulosen  
und Zellwänden durch Pilze. Mit Tafel V.

**Rasch, W.** Über den anatomischen Bau der Wurzelhaube  
einiger Graminifloren und seine Beziehungen zur Beschaffen-  
heit des Bodens. Mit Tafel II u. III.

**Wendel, E.** Zur physiologischen Anatomie der Wurzelknöllchen  
einiger Leguminosen. Mit Tafel IV und 7 Textfiguren.

**Windet, E.** Über die Beziehungen zwischen Funktion und  
Lage des Zellkernes in wachsenden Haaren. Mit Tafel I und  
11 Textfiguren.

**Zolltkofer, Cl.** Über die Endigung der Harzgänge in  
den Blättern einiger *Pinus*-Arten. Mit 13 Textfiguren. —  
Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimstengel  
und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen. —  
Über die Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmareiskosität.  
Mit 18 Textfiguren.

Die „Beiträge zur Allgemeinen Botanik“ erscheinen in zwang-  
losen Heften, von denen 3—5 einen Band von etwa 35 Druckbogen  
bilden. Die Hefte werden den Abonnenten der „Beiträge“ zu einem  
Vorzugspreise geliefert. Nach Abschluß eines Bandes wird der Preis  
für denselben erhöht.

---

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Inhaltsverzeichnis von Bd. XX Heft 4

Abhandlungen

Antonius, Otto, Untersuchungen über den phylogenetischen Zu-	Seite
sammenhang zwischen <i>Hippocrate</i> und <i>Equus</i> . . . . .	273 - 295

Kleinere Mitteilungen

Nachtsheim, H., Berichtigung . . . . .	295
--	-----

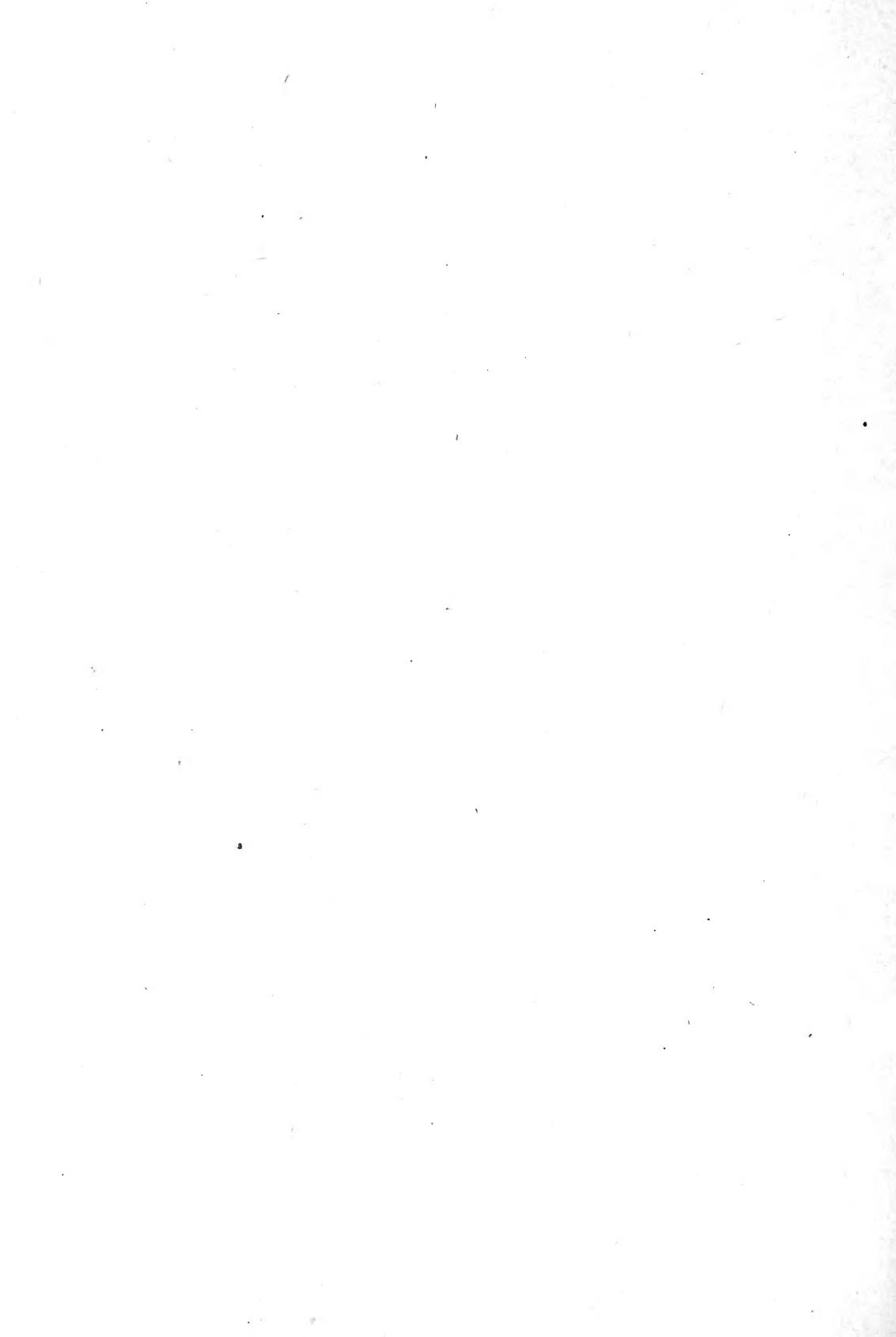
Referate

Correns, C., 1916, Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten (Schiemann) . . . . .	304
Dahlgren, K. V. O., Ein Kreuzungsversuch mit <i>Capsella</i> Heegeri Söhrs (Rasmuson) . . . . .	303
Dahlgren, K. V. O., Über einige Kreuzungsversuche mit <i>Chelidonium</i> <i>majus</i> L., <i>Polemonium coeruleum</i> L. und <i>Lactuca muralis</i> L. (Rasmuson) . . . . .	302
Diels, L., 1916, Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen (Schiemann) . . . . .	300
Gildemeister, E., 1916, Über Variationserscheinungen bei <i>Typhus</i> <i>bazillus</i> , die bereits bei seiner Isolierung aus dem infizierten Organismus auftreten (Schiemann) . . . . .	307
Gildemeister, E., 1917, Über Variabilitätserscheinungen bei <i>Bact.</i> <i>coli</i> (Schiemann) . . . . .	307
Hedrick, U. P. and Anthony, R. D., Inheritance of certain characters of grapes (Rasmuson) . . . . .	301
Klinger, R. und Schoch, H., 1916, Zur Frage der Umwandlungsfähigkeit der Diphtheriebazillen (Schiemann) . . . . .	307
Pascher, A., 1914, Über Flagellaten und Algen (Schiemann) . . . . .	296
Pascher, A., 1915, Animalische Ernährung bei Grünalgen (Schiemann)	296
Pascher, A., 1916, Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten (Schiemann) . . . . .	296
Pascher, A., 1916, Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen (Schiemann) . . . . .	296
Stroevers, A. W., Das Auftreten und die Vererbung von Mehrlings- gebürtigen beim Vollblutpferde (Walther) . . . . .	308
Stroevers, A. W., Die Vererbung der Haarfarbe beim Vollblut- pferde (Walther) . . . . .	308
Surface, F. M., 1916, On the inheritance of certain glume characters in the cross <i>Avena fatua</i> <del>×</del> <i>A. sativa</i> var. Kherson (Schiemann)	299
Tischler, G., Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreich (Rosenberg) . . . . .	305
Valleau, W. D., Inheritance of sex in the grape (Rasmuson) . . . . .	301
Vries, H. de, <i>Oenothera Lamarckiana</i> mut. <i>velutina</i> (Stomps) . . . . .	298









New York Botanical Garden Library



3 5185 00289 1966

